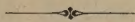


# MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH.



EINE ZEITSCHRIFT

FÜR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

HERAUSGEGEBEN

VON

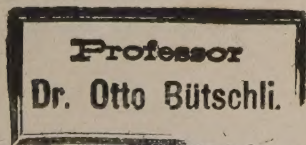
**CARL GEGENBAUR,**

PROFESSOR IN HEIDELBERG.



**DRITTER BAND.**

MIT 31 TAFELN UND 15 HOLZSCHNITTEN.



LEIPZIG,

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1877.

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE

EINE ZEITSCHRIFT

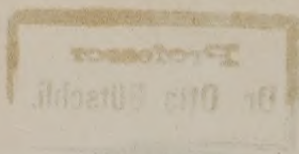
ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE

HERAUSGEGEBEN VON

DR. C. D. OGDEN

DR. C. D. OGDEN

DRITTE BAND.



LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN



## Inhalt des dritten Bandes.

---

### Erstes Heft.

	Seite
Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Von Oscar Hertwig. (Mit Taf. I—V.) . . . . .	1
Die Feststellung der Röhrenknochen in den Gelenken und die Knochenform. Von A. Rauber. (Mit 1 Holzschnitt.) . . . . .	87
Die Entwicklung des mittleren und des äusseren Ohres. Von W. Moldenhauer. (Mit Taf. VI—IX und 2 Holzschnitten.) . . . . .	106
Nachträgliche Bemerkungen zu seinem Aufsatz: Die ältesten Formen des Carpus und Tarsus der heutigen Amphibien. Von R. Wiedersheim. (Mit 5 Holzschnitten.) . . . . .	152

---

### Zweites Heft.

Beiträge zur Kenntniss des Nervensystems der Amphineuren und Arthrocochliiden. Von H. von Ihering. (Mit Taf. X) . . . . .	155
Ueber die Luftsäcke der Vögel. Von H. Strasser. (Mit Taf. XI.) . . . . .	179
Zur Entwicklung des Medullarrohres und der Chorda dorsalis der Teleostier und der Petromyzonten. Von E. Calberla (Mit Taf. XII und XIII.) . . . . .	226
Weitere Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Von Oscar Hertwig . . . . .	271
Notiz über einige Untersuchungen am Kopfskelet der Holocephalen. Von A. A. W. Hubrecht. . . . .	280

---

### Drittes Heft.

Der Bau und die Circulationsverhältnisse der Acephalenkieme. Von R. Bonnet. (Mit Taf. XIV—XVI.) . . . . .	283
Die fossilen Wirbel. Morphologische Studien. Die fossilen Squatinae. Von C. Hasse. (Mit Taf. XVII und XVIII.) . . . . .	328

Das Kopfskelet der Urodelen. Von R. Wiedersheim. (Mit Taf. XIX—XXIII und 1 Holzschnitt.) . . . . .	352
Bemerkungen zum Beitrag zur Anatomie und Histologie der Asterien und Ophiuren. Von W. Lange . . . . .	449
Ueber das Gewebe des Kopfkorpels der Cephalopoden. Von M. Fürbringer. (Mit 1 Holzschnitt.) . . . . .	453

---

#### Viertes Heft.

Das Kopfskelet der Urodelen (Fortsetzung). Von R. Wiedersheim. (Mit Taf. XXIV—XXVII und 5 Holzschnitten.) . . . . .	459
Ueber die Knospung der Salpen. Von W. Salensky. (Mit Taf. XXVIII—XXX.) . . . . .	549
Die letzten spinalen Nerven und Ganglien. Von A. Rauber. (Mit Taf. XXXI.) . . . . .	603
Ein Beitrag zur mikroskopischen Technik. Von E. Calberla. . . . .	625
Ueber Neubildung von Kiemen bei Siren lacertina. Von R. Wiedersheim . . . . .	630
Zur Fortpflanzungsgeschichte des Proteus anguineus. Von R. Wiedersheim . . . . .	632
Notiz über das Vorkommen der Purkinje'schen Fäden. Von C. Gegenbaur	633

# Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies.

Von

Dr. Oscar Hertwig.

---

Zweiter Theil.

---

Mit Tafel I—V.

Durch Untersuchungen am Ei des *Toxopneustes lividus*<sup>1)</sup> war es mir in hohem Grade wahrscheinlich geworden, dass bei der Reife des Eies nicht alle Theile des Keimbläschens zu Grunde gehen, sondern der Keimfleck erhalten bleibt und zum Kern des befruchtungsfähigen Eies wird. Indem ich darauf hin die Literaturangaben prüfte und Beobachtungen kennen lernte, die sich in gleichem Sinne verwerthen liessen, sprach ich weiter die Vermuthung aus, dass im ganzen Thierreich ein ähnlicher Process bei der Reife des Eies stattfinden möchte. Bei Aufstellung dieser Hypothese war ich mir, wie ich am Schluss des betreffenden Abschnittes noch besonders hervorhob, »wohl bewusst, wie viel meiner Annahme noch die thatsächliche Begründung fehlt, doch hoffte ich für sie bald weitere Thatsachen beibringen zu können«.

Seit der Zeit habe ich mich mit diesem Gegenstand anhaltend weiter beschäftigt. Ueber die angeregte Frage mehr Sicherheit zu erlangen, wurde mir persönlich um so mehr ein Bedürfniss, als die neuesten Beobachtungen von v. BENEDEN und BÜTSCHLI zu anderen Ergebnissen geführt hatten, so dass durch sie gegen meine

---

<sup>1)</sup> OSCAR HERTWIG. Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Erster Theil. Dieses Jahrbuch. Bd. I. p. 347.



Mittheilungen wohl vielfach Zweifel werden wachgerufen worden sein.

Zur Untersuchung dienten mir die Eier von *Rana temporaria* und *esculenta* und die Eier zweier Hirudineen, *Haemopsis* und *Nephelis*. Ein Studium der erstgenannten Objecte erschien mir wegen des multinucleolären Zustandes ihres Keimbläschens besonders wünschenswerth. Hatte ich doch früher selbst hervorgehoben, dass namentlich die Eier der Fische, Amphibien, Reptilien und Vögel auf den Schwund des Keimbläschens und die Neubildung des Eikerns vor Allem jetzt genauer geprüft werden müssten. Auf die Hirudineen dagegen wurde ich durch die wichtigen Beobachtungen geführt, welche BÜTSCHLI an denselben in jüngster Zeit gemacht hat. Da mir die letztgenannten Objecte die vollständigsten Ergebnisse geliefert haben, so beginne ich mit ihnen meine Mittheilungen und werde erst an zweiter Stelle die weniger vollständigen, weil schwierigeren Untersuchungen über die Amphibieneier anreihen.

## I. Abschnitt.

Die ersten Entwicklungsvorgänge im Ei der Hirudineen (*Haemopsis* und *Nephelis*).

Im Jahre 1845<sup>1)</sup> veröffentlichte zuerst FREY in seiner Abhandlung »Zur Entwicklungsgeschichte des gemeinen Blutegels«<sup>2)</sup> einige genauere Beobachtungen über die ersten Entwicklungsvorgänge im Ei von *Nephelis*. Er erkannte, dass vor der Furchung sowohl Keimbläschen als Keimfleck verschwunden sind, dass dagegen in der Flüssigkeit zwischen Dotter und Dotterhaut ein Kügelchen sich vorfindet, wie solches schon früher mehrfach bei Mollusken beschrieben worden war. Er nannte es eine Zelle und war nicht abgeneigt es für den aus dem Ei ausgetretenen Keimfleck zu deuten. In der weitem Entwicklung des Eies schien es ihm keine Rolle zu spielen.

<sup>1)</sup> Eine ausführliche Zusammenstellung der älteren Literatur über die Cocons der Hirudineen gibt:

a) Dr. RUDOLPH WAGNER: Bruchstücke aus der Entwicklungsgeschichte des gemeinen Blutegels. Isis. Jahrgang 1832. Heft 4. pag. 398.

b) ROBIN: Mémoire sur les phénomènes qui se passent dans l'ovule etc. Journal de la physiologie de l'homme et des animaux. T. V. 1862. pag. 90.

<sup>2)</sup> FREY. Göttingische gelehrte Anzeigen. Jahrg. 1845. Bd. I. pag. 273.



Zwei weitere Arbeiten über die Hirudineenentwicklung erschienen gleichzeitig im Jahre 1862, die eine von RATHKE, die andere von ROBIN.

RATHKE<sup>1)</sup> legte den von FREY beschriebenen Kügelchen, deren er häufig zwei nacheinander aus dem Dotter vor der Furchung austreten sah, keine Bedeutung bei und erblickte in ihnen nichts weiter als einen sehr kleinen vom Ei ausgestossenen Theil des Liquor vitelli, des gallertartigen Bindemittels der Dotterkörnerchen.

Von grösserer Wichtigkeit als die genannten früheren Arbeiten ist für die Geschichte unseres Gegenstandes die umfangreiche Abhandlung ROBIN's<sup>2)</sup>. Dieselbe zerfällt in drei Abschnitte, von welchen der erste über die Entstehung und die Veränderungen des Eies bis zur Ablage, der zweite über die Bildung und Beschaffenheit der sogenannten Richtungskörper, der dritte über die Neubildung des Eikerns handelt.

Ueber die Entstehung der Eier hat ROBIN merkwürdige Angaben gemacht. Es sollen sich nämlich die Eier im Ovarium erst dann bilden, wenn dieses nach einer stattgehabten Begattung mit Samen angefüllt ist, und zwar sollen sie hier in der Mitte je eines eingeführten Spermatophoren sich entwickeln. Den von Spermatozoen, von kleinen und grösseren Eiern gebildeten Körper nennt ROBIN einen Ovo-Spermatophor<sup>3)</sup>.

Noch innerhalb dieses Gebildes soll die Reife der Eier erfolgen und sich dadurch zu erkennen geben, dass das Keimbläschen mit seinem Keimfleck spurlos verschwindet. Ebenso soll auch die Befruchtung noch im Ovo-spermatophor vor sich gehen, indem der Dotter sich von der Membrana vitellina zurückzieht, und in den so gebildeten, mit gallertiger Flüssigkeit gefüllten Zwischenraum zahlreiche Spermatozoen eindringen.

1) RATHKE. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen, herausgegeben und theilweise bearbeitet von R. LEUCKART. Leipzig 1862.

2) CH. ROBIN. Journal de la physiologie de l'homme et des animaux. 1862. T. V.

1) Mémoire sur les phénomènes qui se passent dans l'ovule avant la segmentation du vitellus, l. c. pag. 67—109.

2) Mémoire sur les globules polaires de l'ovule. l. c. pag. 149—186.

3) Note sur la production du noyau vitellin. l. c. pag. 309—323.

3) Die ausführliche Beschreibung der Geschlechtsorgane von Nephelis und der Ovospermatophore findet sich: CHARLES ROBIN. Mémoire sur les spermatophores de quelques hirudinées. Annales des sciences naturelles. Quatrième série. Zoologie 1862. T. XVII. pag. 5.

Die Veränderungen, welche an den Eiern nach der Ablage eintreten, hat ROBIN im zweiten Abschnitt seiner Untersuchungen beschrieben und mit zahlreichen naturgetreuen Abbildungen veranschaulicht. Er lässt die Bildung der Richtungskörper bei Nephelis sehr regelmässig 5—6 Stunden nach Ablage der Cocons beginnen und zwar  $2\frac{1}{2}$ —3 Stunden in Anspruch nehmen. Sie verläuft in der Weise, dass an der Peripherie des kernlosen Eies sich an einer kleinen Stelle die Dotterkörnchen aus der homogenen Grundsubstanz zurückziehen. Der so entstandene helle Ausschnitt wölbt sich bald hügelartig über die Eioberfläche hervor, der Hügel wird dann cylindrisch und schnürt sich an seiner Basis ein. So bildet sich im Verlauf von 25—30 Minuten eine kleine Kugel, die mit dem Dotter durch einen Stiel zusammenhängt. 5—7 Minuten später ziehen sich an der Anheftungsstelle dieses ersten Richtungskörperchens die Dotterkörnchen von der Oberfläche abermals zurück, und es erscheint nun in genau derselben Weise ein zweites Kügelchen, welches mit dem Ei gleichfalls noch zunächst in Zusammenhang bleibt. Zuweilen sah ROBIN noch ein drittes Kügelchen nachfolgen, wenn die zwei zuerst gebildeten von geringerer Grösse als gewöhnlich waren. Auch beobachtete er in der Bildung der Richtungskörper einige Variationen, die im Wesentlichen darauf hinauslaufen, dass ein mehr oder weniger langer cylindrischer Körper hervorknospt, der dann erst durch Einschnürung in zwei oder drei Kugeln zerfällt. Nach diesen Beobachtungen bestreitet ROBIN die Abstammung der Richtungskörper vom Keimbläschen oder Keimfleck, lässt sie einzig und allein aus der homogenen Grundsubstanz des Dotters bestehen und von der Oberfläche des Eies in ähnlicher Weise sich abschnüren, wie an den Insecteneiern<sup>1)</sup> nach seinen Beobachtungen das Blastoderm sich anlegt. Er gibt diesen Gebilden wegen ihrer constanten Lagebeziehung zu der Stelle der Eioberfläche, wo später die erste Furchungslinie sich bildet, den Namen globules polaires. Ueber ihre weiteren Schicksale wird uns noch berichtet, dass die drei Kügelchen später zu einem verschmelzen, und dass zwei bis drei kleine sphärische Kerne in ihnen erscheinen.

Im dritten Abschnitt seiner Arbeit behandelt ROBIN die Neuentstehung des Furchungskerns, welche bald nach der Abschnürung des letzten Richtungskörpers 10 Stunden nach der Eiablage in der

<sup>1)</sup> CHARLES ROBIN. Mémoire sur la production du blastoderme chez les articulés. Journal de la physiologie de l'homme et des animaux 1862. T. V. pag. 348.



Weise erfolgen soll, dass aus dem Centrum des Eies die Dotterkörnchen sich entfernen und die zurückbleibende homogene Grundsubstanz sich mehr und mehr von der Umgebung scharf abgrenzt. ROBIN glaubt hierdurch den schlagenden Beweis für die vollkommene Neubildung eines Kerns geführt zu haben. »Il prouve en effet d'une manière péremptoire la génération spontanée, molécule à molécule, d'un noyau homogène, d'une partie nettement définie et isolable au sein d'une masse granuleuse sans qu'il dérive d'aucun élément ni d'aucune portion d'élément anatomique figuré quelconque.«

Die hier referirten Angaben sind von ROBIN<sup>1)</sup> in seiner 1876 erschienenen Entwicklungsgeschichte der Hirudineen fast wörtlich wieder reproducirt worden, so dass ein näheres Eingehen nicht erforderlich ist.

Ein sehr bedeutender Fortschritt in der Erkenntniss der ersten Entwicklungsvorgänge im Ei der Hirudineen ist in jüngster Zeit durch BÜTSCHLI<sup>2)</sup> herbeigeführt worden. Indem er die abgelegten Eier in geeigneter Weise mit Reagentien (2% Essigsäure) behandelte, ist es ihm gelungen bei der Entstehung der Richtungskörper und der Bildung des Furchungskernes im Innern der Eizelle eine Reihe von Erscheinungen zu beobachten, die den früheren Forschern vollkommen entgangen waren.

Im frisch gelegten Ei erkannte BÜTSCHLI einen spindelförmig beschaffenen Kern, welchen er für das metamorphosirte Keimbläschen deutet. Nach seinen Beobachtungen soll derselbe bei der Entwicklung des Eies in die Richtungskörper in folgender Weise umgewandelt werden. Die Kernspindel rückt bis zur Eiperipherie vor und wird von einer hier befindlichen Dotterstrahlung aus der Oberfläche des Dotters hervorgeschoben. Der herausgetretene Theil vergrößert sich augenscheinlich durch Quellung und rundet sich ab. In seinem Innern liegen eine Anzahl dunkler Körnchen, die durch feine Fasern mit einer Zone ähnlicher dunkler Körnchen am entgegengesetzten, noch im Dotter befindlichen Kernende in Verbindung stehen. Auch dieser Theil wird später vollständig aus dem Ei hervorgeschoben. Während dieser Ausstossung hat die zum Richtungskörper gewor-

1) CHARLES ROBIN. Mémoire sur le développement embryogénique des hirudinéés. Mémoires de l'académie des sciences de l'institut de France T. XL. Nr. 9. Paris 1876.

2) O. BÜTSCHLI, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien. Abhandlungen der SENKENB. naturf. Gesellsch. Bd. X. pag. 3—10.

dene Kernspindel, wahrscheinlich durch einen activen Theilungsprocess sich in drei kuglige Abschnitte eingeschnürt. In der zuletzt hervorgeschobenen Portion erscheint später ein rundes, helles Bläschen.

Diesen Angaben über die Bildung der Richtungskörper lässt BÜTSCHLI werthvolle Beobachtungen über die Entstehung des Furchungskerns nachfolgen. Zur Zeit, da der erste Theil der Spindel bereits ausgestossen ist, lässt sich im Dotter ein isolirtes Strahlensystem erkennen, welches Anfangs nahe der Peripherie gelegen allmählig in das Centrum des Eies rückt. Hier entsteht nun nach vollendeter Ausstossung des Keimbläschens, während die Strahlung verschwindet, ein kleiner Kern und gleichzeitig macht sich ein zweiter gleichbeschaffener Kern in einiger Entfernung von der Austrittsstelle des Richtungskörpers bemerklich. Beide Kerne rücken aufeinander zu, vergrössern sich hierbei ganz bedeutend, legen sich an einander und verschmelzen. Es treten jetzt rasch die Veränderungen ein, welche zur Theilung des Dotters führen und durch die spindelförmige Metamorphose des Kerns etc. eingeleitet werden.

Durch die mitgetheilten Beobachtungen hält es BÜTSCHLI für sicher erwiesen, dass die sogenannten Richtungsbläschen des Hirudineen-Eies das ausgestossene Keimbläschen sind und zwar, wie er besonders betont, höchst wahrscheinlich das gesammte Keimbläschen, da Nichts darauf hindeutet, dass irgend ein Rest desselben zurückbleibt, ausgenommen allein flüssige Bestandtheile, die während der Umwandlung zur Spindel ausgetreten sind. Ob dieser Vorgang eine Folge der Befruchtung ist oder unabhängig von derselben erfolgen kann, lässt BÜTSCHLI dahingestellt, neigt sich aber mehr der ersten Auffassung zu. Ebenso ist er in Betreff der Herkunft der neuentstehenden Kerne zu keinem sichern Ergebniss gelangt.

Auf die Frage, ob ein Theil des Keimbläschens erhalten bleibt und in den Furchungskern mit eingeht, kommt BÜTSCHLI noch einmal in einem Anhang zu sprechen, welchen er durch meine und v. BENEDEN's inzwischen erschienene Arbeit veranlasst seinen Untersuchungen beigegeben hat<sup>1)</sup>. Er hebt hier zunächst hervor, dass er zur Annahme, dass die Ausstossung des Keimbläschens bei Nephelis keine vollständige sei, keinen Anhaltspunct in seinen Beobachtungen fände, will es aber auch nicht mit absoluter Gewissheit in Abrede stellen, dass nicht vielleicht ein Theil einer der Kernplatten des

<sup>1)</sup> BÜTSCHLI, l. c. pag. 220—240.



spindelförmig metamorphosirten Eikerns, während des Austritts desselben sich ablöse und zur Grundlage eines oder mehrerer der späterhin in den Dotter hervortretenden Kernchen werde. Auch macht hier BÜTSCHLI selbst auf zwei Punkte in seinen Beobachtungen aufmerksam, die sich allenfalls zu Gunsten einer derartigen Auffassung verwerthen liessen, »einmal die Entstehung des einen der neuen Kernchen bei Nephelis ausserhalb des sogenannten Centralhofes und in gewisser Beziehung zur Austrittsstelle des Eikerns, und dann die gleichen Beziehungen der neuentstehenden Kernchen zu dieser Austrittsstelle bei Limnaeus und Succinea, sowie den Umstand, dass bei erstgenanntem Object der ausgetretene Eikern durch feine Fädchen mit einigen der neugebildeten Kernchen in Verbindung zu stehen scheint«<sup>1)</sup>.

Aus den hier referirten Angaben BÜTSCHLI's geht hervor, dass von ihm drei Fragen noch nicht genügend beantwortet werden konnten, erstens, in welcher Weise das Keimbläschen sich in die Kernspindel umbildet, zweitens ob die Befruchtung auf die Entstehung der Kernspindel und der Richtungskörper von Einfluss ist, drittens, ob der Kern vollständig ausgestossen wird oder theilweise erhalten bleibt und in den Furchungskern mit übergeht.

Zur Beantwortung dieser Fragen unternahm ich im Laufe dieses Sommers erneute Untersuchungen an einheimischen Hirudineen, theils an Haemopsis theils an Nephelis. Beide Objecte bieten verschiedene Vortheile bei der Beobachtung und ergänzen sich in vieler Hinsicht gegenseitig. So fand ich Haemopsis vorzüglich geeignet, um an ihr die Umwandlung der Eier im Ovarium zu verfolgen, während hierzu Nephelis wegen des abweichenden Baues ihres Ovarium sich gar nicht empfiehlt. Auf der andern Seite habe ich die reifen, abgelegten Eier ausschliesslich nur von Nephelis untersucht, da diese sich in Gläsern sehr gut hält und fast täglich während der Sommermonate einen Cocon producirt.

Auf einen Uebelstand möchte ich hier diejenigen, welche sich mit diesen Studien weiter beschäftigen sollten, aufmerksam machen. Zu wiederholten Malen konnte ich beobachten, dass in Gläsern, in denen eine Anzahl Blutegel sich befand, die frisch gelegten Cocons des einen von dem andern aufgezehrt wurden. Zuweilen geschah es sogar, dass noch während der Coconbildung einem eierlegenden Thiere die am Sattel sich ausscheidende Gallerte vom Leibe durch eine

<sup>1)</sup> BÜTSCHLI, l. c. pag. 224, 225.

andere Nephelis abgesaugt wurde. So kann es kommen, dass man von einer grösseren Menge zusammengehaltener Blutegel doch nur selten einen Cocon erhält. Diesem Uebelstande habe ich leicht dadurch abgeholfen, dass ich die einzelnen Individuen in weite Reagenzgläser isolirte, ein Verfahren, welches schon FREY anwandte, um den unverletzten Cocon mit schwacher Vergrösserung zu verschiedenen Zeiten untersuchen zu können.

Diese Isolirung bot mir noch den weiteren Vorthail, dass ich den Act der Eiablage, der etwa 15 bis 20 Minuten dauert, leichter beobachten konnte. Dies war aber für meine Untersuchungen insofern von Werth, als es mir daran lag, das Alter der abgelegten Cocons und die richtige Aufeinanderfolge der einzelnen Entwicklungsstadien in möglichst zahlreichen Fällen genau zu bestimmen. Es ist mir dann auch ohne viele Mühe gelungen, indem ich eine grosse Anzahl Individuen isolirte, die Coconbildung wohl mehr als 50mal unter meinen Augen ablaufen zu sehen. Hierdurch war es mir möglich von der Entstehung der Richtungskörper mir zahlreichere verschiedenartige Stadien und zwar in ihrer Aufeinanderfolge zu verschaffen, als BÜTSCHLI beobachtet zu haben scheint, der nur nach der Farbe das Alter der Cocons bestimmte.

Da die Untersuchung der Hirudineeneier im lebenden Zustande nur einen geringen Einblick in die inneren Vorgänge gewährt, um deren Feststellungen es sich wesentlich handelt, so wurde die Anwendung von Reagentien erforderlich. Ueber den Gebrauch derselben mögen einige Bemerkungen hier eine Stelle finden. Die besten Präparate von den Eierstockseiern der Haemopsis erhielt ich durch Behandlung mit Osmiumsäure und BEALE'schem Carmin in der schon früher von mir angegebenen Weise. Auch bei den in Cocons abgelegten Eiern habe ich diese Methode anzuwenden versucht, indessen mit geringerem Erfolge. Zwar bietet sie hier den Vorthail, dass sie Form und Lage der austretenden Richtungskörper vortrefflich erhält, dagegen hat sie sich mir zum Feststellen der Veränderungen im Innern des Dotters weniger brauchbar erwiesen. Denn die Erlangung guter Färbungspräparate ist mit viel Schwierigkeiten verbunden, da Gallerte und Eihaut das Eindringen der Reagentien erschweren, so dass der richtige Grad ihrer Einwirkung schwer abzumessen ist. Die von BÜTSCHLI empfohlene 2 % Essigsäure ist daher hier vorzuziehen. Auch diese Methode hat indessen zwei Uebelstände, einmal dass die untersuchten Objecte sich nicht längere Zeit conserviren lassen, und zweitens dass die Dotterkörnchen un-

durchsichtig bleiben und bei der Beobachtung stören. Beide Uebelstände können aber leicht beseitigt werden, wenn man sich folgenden Verfahrens bedient: die Cocons werden in 1 % Essigsäure durch einen Scheerenschnitt geöffnet und die Gallerte mit den Eiern aus der einhüllenden Schale mit Vorsicht hervorgezogen. Nach  $\frac{1}{4}$ stündigem Verweilen in der Flüssigkeit werden die Eier durch Zupfen mit der Nadel vollends aus der Gallerte befreit und nachdem Gallerte und Essigsäure möglichst entfernt sind, werden sie nach dem von STRASBURGER empfohlenen Verfahren mit absolutem Alkohol übergossen. Nach einigen Stunden wird der Alkohol mit Glycerin und essigsauerm Kali zu gleichen Theilen langsam versetzt und die Mischung stehen gelassen, bis der Alkohol verdunstet ist. Bei diesem Verfahren bleiben die Eier vortrefflich erhalten, der Dotter wird etwas aufgeheilt, die radiäre Anordnung des Plasma, die Kerntheile. namentlich die verdichteten Stellen treten mit grosser Schärfe hervor. Nur möchte ich darauf aufmerksam machen, dass bei der Untersuchung jeder Druck des Deckglases zu vermeiden ist, was durch untergelegte Haare von passender Stärke leicht erreicht wird. Wenn dies geschehen ist, kann man durch Verschiebung des Deckglases dem Ei, indem man es rollen lässt, jede beliebige Lage verleihen, ohne es irgendwie zu schädigen. — Ein weiterer Vortheil des angewandten Verfahrens besteht darin, dass die Präparate sich lange Zeit in einem zur Untersuchung geeigneten Zustande aufheben lassen. Schon wochenlang eingeschlossene Objecte sind noch jetzt zur Demonstration der von mir beobachteten Erscheinungen tauglich.

Nach diesen Vorbemerkungen gehe ich zur Darstellung meiner Beobachtungen über, die ich in zwei Theilen besprechen werde. Von diesen handelt der erste über das Eierstocksei und seine Umwandlung in das reife, befruchtungsfähige Ei, der zweite über die ersten Entwicklungsvorgänge in den aus den Cocons entnommenen Eiern.

## 1. Das Eierstocksei und die Umwandlung desselben in das reife, befruchtungsfähige Ei.

Bei *Haemopsis* liegen die Ovarien als zwei kleine Bläschen im 9. Körperringe an der Bauchseite nahe der Mittellinie. Von jedem entspringt ein schmaler Oviduct. Die Oviducte beider Seiten verschmelzen zu einem unpaaren Gange, welcher sich bald umbiegt, nach vorn verläuft und sich zu einer Scheide erweitert, die dicht hinter den Ovarien ausmündet und gewöhnlich bei den untersuchten Exemplaren

von einem Spermatophor aufgetrieben war. Das Ovarium besitzt eine ziemlich derbe Membran, welche mit einer eiweissreichen Flüssigkeit prall gefüllt ist. In dieser liegt ein langer zusammengerollter zelliger Faden, die Keimstätte der Eier. Der Hauptmasse nach wird derselbe von sehr kleinen dicht gedrängten Zellen gebildet, welche nach Aussen durch eine zarte Membran zusammengehalten werden. An einem Ende schwillt der Faden zu einer Kugel an, die einzig und allein aus dem geschilderten Gewebe besteht. In einiger Entfernung von dieser Kugel wird seine Oberfläche von grösseren Zellen mit deutlich bläschenförmigem Kern dicht besetzt. Nach der Mitte des Fadens zu nehmen diese Zellen an Grösse ganz bedeutend zu, wölben sich über seine Oberfläche stärker hervor und hängen endlich mit ihm nur noch durch einen kurzen bindegewebigen Strang zusammen. Sie geben sich jetzt deutlich als Eier zu erkennen. In der Mitte des Fadens hat stets eine grössere Anzahl ihre völlige Grösse erreicht, in dem darauf folgenden Abschnitt findet ihre Reifung und Ablösung statt. Wir treffen mithin an diesem günstigen Objecte die Eier auf den verschiedensten Entwicklungsstufen von den ersten Anfängen bis zur völligen Reife in regelmässiger Folge nebeneinander gereiht. Sie lassen sich leicht einzeln in situ untersuchen, da sie locker und in einiger Entfernung von einander dem zelligen Faden aufsitzen.

Bei der Präparation dieses Objectes bin ich in folgender Weise verfahren. Die freigelegten Ovarien wurden in einige Tropfen Osmiumsäure gebracht und sofort vorsichtig mit zwei Nadeln angeritzt, so dass die in ihnen angesammelte Flüssigkeit mit den Eifäden ausfloss. Nach 10—15 Minuten wurden letztere dann in einige Tropfen BEALE'sches Carmin übertragen, ein bis mehrere Stunden in demselben gelassen, bis die Kerne deutlich und dunkel gefärbt waren, und dann in verdünntem Glycerin untersucht.

Ein derartig behandeltes Ei, das seine völlige Grösse erreicht hat, ist in Figur 1 (Taf. I) dargestellt. Es sitzt an einem dünnen und kurzen bindegewebigen Stielchen (*a*) fest, welches in die Eihülle übergeht. Mit grosser Regelmässigkeit sieht man in dem fasrigen Bindegewebsstrang nahe der Insertion des Eies dicht bei einander zwei ziemlich grosse Kerne, deren jeder mit einem grossen Nucleolus versehen ist. Die Eihülle ist deutlich doppelt contourirt, liegt im frischen Zustand dem Dotter eng an, ist dagegen an den mit Reagentien behandelten Objecten meist von seiner Oberfläche etwas abgehoben. Der Dotter ist vollkommen durchsichtig und besteht aus



einer homogenen Grundsubstanz mit kleinen hellen Körnchen. Das Keimbläschen in seiner Mitte ist von geringerer Grösse, als man es in gleich grossen Eizellen sonst anzutreffen pflegt. Während es z. B. im kleinen Ei des *Toxopneustes* einen Durchmesser von  $53\mu$  besitzt, misst es hier nur  $28\mu$ . Es ist von einer sehr zarten Membran begrenzt und wird von einem Kernsaft erfüllt, der sich in Carmin viel stärker als der Dotter imbibirt. Weiter enthält es einen einzigen  $9\mu$  grossen Keimfleck, welcher meist eine mehr oder weniger grosse Vacuole in seinem Innern birgt. In der Umgebung des Keimflecks, meist auf einer Seite, trifft man stets noch auf eine geringe Anzahl kleiner Körnchen und Kügelchen, die sich gleichfalls in Carmin intensiv gefärbt haben und daher trotz ihrer Kleinheit deutlich wahrzunehmen sind. Einige dieser Kügelchen bergen sogar in ihrer Mitte, wie sich oft deutlich erkennen lässt, eine kleine Vacuole. Nach dem hier angeführten Verhalten scheinen sie daher gleich dem Keimfleck aus Kernsubstanz zu bestehen.

Während in der Regel das Keimbläschen in der Mitte des Eies liegt, habe ich es zuweilen auch mehr der Peripherie genähert und in einigen Fällen selbst ganz an der Oberfläche angetroffen und zwar dann an dem Pol, welcher der Insertion des Bindegewebsstranges gegenüberliegt.

Einer abnormen Bildung will ich hier kurz gedenken, welche zwar nur einmal an den durchmusterten Objecten angetroffen wurde, mir aber einigen Werth zu besitzen scheint, insofern sie sich an vereinzelte Angaben früherer Forscher anreicht. Die Beobachtung betrifft das Vorkommen zweier Keimbläschen in einem reifen Ei. Dieselben lagen im Centrum dicht bei einander und enthielten ein jedes einen  $9\mu$  grossen Keimfleck und neben diesem einige Nebenkügelchen. Hiervon abgesehen war das Object den übrigen gleich beschaffen.

Bei den in Reifung begriffenen Eiern, von denen meist drei bis sechs an einem Ende des Fadens beisammen liegen, findet man das Keimbläschen in einem veränderten Zustande. In einigen Fällen war in seinem Innern der Keimfleck in zwei oder drei Stücke zerfallen. An andern Objecten war die Membran des Keimbläschens aufgelöst, so dass an der Stelle desselben im Dotter nur noch eine verschwommene, körnchenfreihere und daher hellere Stelle bemerkbar war. In dieser liessen sich jetzt noch bei Osmium-Carminbehandlung Theile des Nucleolus sichtbar machen. In den verschiedenen Objecten verhielten sich dieselben in ihrer Beschaffenheit nie völlig

gleich. In zwei Eiern lag im Centrum von einem körnchenfreien Hof umgeben ein einziger rubinroth gefärbter Körper, der in Grösse dem Keimfleck vollkommen entsprach. In anderen Präparaten befanden sich an gleicher Stelle zwei oder drei aus Kernsubstanz bestehende, ungemein deutlich durch ihre Färbung aus dem Dotter hervortretende kleinere Stücke, die unregelmässige Ränder und Fortsätze besaßen, wie Nucleoli, die amöboide Bewegungen ausführen (Taf. I, Fig. 2). Auch hier liess sich meist in ihrer Umgebung ein hellerer Hof unterscheiden. An anderen Eiern endlich waren auch diese Kernreste verschwunden, und an schlecht gelungenen Präparaten, an solchen, wo die Osmiumsäure nicht genügend erhärtet hatte oder die Carminfärbung zu hell oder zu dunkel ausgefallen war, schien es, als ob jetzt das Keimbläschen in allen seinen Theilen aufgelöst, mithin eine kernlose Dottermasse vorhanden sei. Indessen kann man sich an wohl gelungenen Carminosmiumpräparaten, sowie bei Behandlung mit Essigsäure in der schon früher angegebenen Weise leicht vom Gegentheil überzeugen. Man sieht dann, dass in der Eizelle ein spindelförmiges Gebilde sich vorfindet (Taf. I. Fig. 3—4), das vermöge seiner zarten und eigenthümlichen Beschaffenheit sich leicht dem Auge des Beobachters entzieht. Dies ist das Stadium, welches von FREY, RATHKE, ROBIN und anderen mit grosser Bestimmtheit als kernlos bezeichnet worden ist.

Die Lage der Spindel in dem Ei ist eine verschiedene. Entweder nimmt sie die Mitte desselben ein (Taf. I, Fig. 3) oder sie ist mehr nach der Peripherie zugerückt, meist aber liegt sie ganz an der Oberfläche an dem Pole des Eies, welcher der Insertion des Bindegewebsstranges abgewendet ist, mithin genau an der Stelle, welche das Keimbläschen, wenn es sich der Peripherie genähert hat, auch einnimmt (Taf. I, Fig. 4). In letzterem Falle ist die Spindel in regelmässiger Weise mit ihrer einen Spitze der Oberfläche, mit ihrer andern ungefähr der Mitte des Eies zu gerichtet. Bei centraler Lage wird sie meist von einem körnchenfreien Hofe umgeben in derselben Weise, wie die durch den Zerfall des Keimflecks entstandenen Kerntheile.

In seinem Bau zeigt uns das spindelförmige Gebilde jene charakteristische Beschaffenheit, welche in der Neuzeit von Kernen, die zur Theilung sich anschicken, von mehreren Seiten in übereinstimmender Weise beschrieben worden ist. Wir können es daher schon jetzt mit Sicherheit als Kern des Eies deuten. Die Spindel ist durchschnittlich  $6\mu$  breit und  $25\mu$  lang. Sie besteht aus einer kleinen

Anzahl sehr feiner paralleler Fasern, die nach den beiden Enden zu convergiren und in zwei Spitzen zusammenlaufen. In ihrer Mitte sind die Fasern zu einem kleinen Knötchen verdickt, welches das Licht stärker bricht und daher von einer dichteren Substanz gebildet wird. In Chromsäure, Essigsäure und Osmiumsäure nimmt das Korn bei der Gerinnung einen intensiven Glanz an, in Carmin färbt es sich dunkelroth, so dass es vermöge dieser Eigenschaften von den übrigen Dottertheilen deutlich unterschieden ist. Es fällt daher auch dieser Theil des Kerns, welcher von STRASBURGER als Kernplatte, von mir als mittlere Verdichtungszone benannt worden ist, dem Beobachter jederzeit am meisten in die Augen, und lenkt auch schon bei schwächerer Vergrösserung seine Aufmerksamkeit auf den Ort, wo die sonst schwer wahrnehmbare Spindel liegt. Wenn man dieselbe von der Fläche betrachtet, so bilden die Anschwellungen der Fasern eine Querreihe, welche die Spindel in eine vordere und hintere Hälfte gleichmässig sondert. Von oben betrachtet treten sie uns zu einem Kreis angeordnet als eine kleine Körnchenscheibe entgegen. Auch die Spitzen der Spindel sind durch einige besondere Eigenschaften ausgezeichnet und kenntlicher gemacht. Einmal werden sie gleichfalls von verdichteter Kernsubstanz gebildet, welche entweder zu einem einzigen dunklen Kern angesammelt, oder auf eine kleinere Anzahl solcher vertheilt ist. Zweitens sind sie von einem kleinen hellen Protoplasmahof umgeben, um welchen die Dotterkörnchen eine radiäre Anordnung besitzen. Namentlich deutlich tritt dieser Strahlenkranz um die Spindelenden bei Essigsäure- und Chromsäurebehandlung hervor.

Zur Vervollständigung dieser Schilderung muss ich auch einige Befunde erwähnen, in denen die Kernspindel noch nicht die eben beschriebene regelmässige Beschaffenheit angenommen hat. Es scheinen mir daher hier frühere Bildungsstadien vorzuliegen. Ein derartiges, mit Essigsäure behandeltes Präparat ist auf Tafel II, Figur 5 dargestellt. In der Mitte des Eies erblickt man nahe bei einander zwei kleine homogene Höfe, um welche die Dotterkörnchen zu Radien aneinander gereiht sind. Zwischen diesen beiden Strahlensystemen erkennt man ausserdem eine Anzahl dunkel geronnener, unregelmässig geformter Körperchen, welche ihrer Consistenz und ihrem Glanz nach zu urtheilen aus Kernsubstanz bestehen. In andern Fällen, die augenscheinlich einem weiteren Entwicklungsstadium angehören, trifft man an Stelle der unregelmässigen Körperchen, ein fasriges, noch undeutlich begrenztes Gebilde von annähernd spindel-

förmiger Gestalt. In seiner Mitte traten auch kleine, verdichtete Körnchen auf, die aber noch nicht zu einer regelmässigen Körnchenscheibe angeordnet sind. Auffällig war, dass häufig an solchen Präparaten neben einem der beiden Spindelenden noch ein kleines rundes Kügelchen zu bemerken war, das sich in Carmin besonders intensiv färbte und daher wohl auch als Kerntheil in Anspruch genommen werden muss.

Wenn das Keimbläschen geschwunden und die Kernspindel an seine Stelle getreten ist, so lösen sich die jetzt reif gewordenen Eier von den Stielen ab, durch welche sie mit dem zelligen Faden verbunden sind und gerathen zunächst in die eiweissreiche Flüssigkeit, welche das Ovarium erfüllt. Wie lange sie hier verharren, ehe sie abgelegt werden, liess sich nicht weiter feststellen.

Die in der Flüssigkeit des Ovarium schwimmenden Eier gewähren einen sehr verschiedenartigen Anblick. Einige gleichen vollkommen den Eiern mit peripherer Spindel, wie wir sie oben kennen gelernt haben und wie wir sie auch in den frisch abgelegten Cocons wieder antreffen werden; andere dagegen zeigen eigenthümliche Veränderungen in ihrem Dotter (Taf. I, Fig. 5). Derselbe hat sich in eine körnchenfreie, glasig durchscheinende und in eine körnige, dunklere und festere Substanz gesondert. Erstere erfüllt die Mitte des Eies, letztere bildet hauptsächlich eine zusammenhängende, unregelmässig dicke Rindenschicht, die zum Theil in kleine Klümpchen zusammengeballt im Innern der glasigen Masse liegt. Weiterhin stösst man auf Eier, in denen die Dotterkugel zerfallen ist und nur noch Reste derselben in der mit Flüssigkeit erfüllten Hülle schwimmen. Endlich findet man auch ganz leere zusammengefallene Membranen in dem Saft des Ovarium vor.

Wenn wir bei der Beurtheilung der so eben dargestellten Befunde mit in Rechnung bringen, dass in die Cocons Eier, wie die zuletzt beschriebenen, nie abgelegt werden, so wird sich die Deutung rechtfertigen, dass wir es in allen diesen Fällen mit einer verschiedenen weit vorgeschrittenen regressiven Metamorphose der Eier zu thun haben. Mit diesen Angaben stimmen auch die Beobachtungen von LEYDIG<sup>1)</sup> überein, der bei *Piscicola* gleichfalls viele Eier antraf, »die eine wohl rückgängige Metamorphose anfangen. Ihre Gestalt

---

<sup>1)</sup> LEYDIG. Zur Anatomie von *Piscicola geometrica* mit theilweiser Vergleichung anderer einheimischer Hirudineen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. I. pag. 125.



nämlich war unregelmässig geworden; die die Dotterkugel becherförmig umgebende Zellenschicht war auseinander gewichen; der Dotter selbst war zu einem unregelmässigen, weit von der Dotterhaut abstehenden Klumpen zusammengeschrumpft«. Auch bei *Haemopsis* fand LEYDIG im Vorfrühling in dem Saft des Ovarium immer aufgerissene leere Eihüllen.

Von Interesse war mir an den in Rückbildung begriffenen Eiern die Wahrnehmung, dass der spindelförmige Kern lange Zeit vollkommen gut erhalten bleibt (Taf. I, Fig. 5). Er lässt sich hier sogar, da er stets in der glasigen Partie des Dotters lagert, mit grösserer Deutlichkeit von seiner Umgebung unterscheiden, als in den normalen Eiern, wo er von dichtem Dotter umschlossen ist. Man kann hier unzweifelhaft feststellen, dass die Spindel ein wohlbegrenzter Körper ist, von dessen beiden Spitzen protoplasmatische Fäden radienartig in die gallertige Grundsubstanz auf grössere Entfernung hineinstrahlen. In weiter rückgebildeten Eiern erleidet auch die Spindel in Gestalt und Zusammensetzung Veränderungen, die mir kein Interesse zu bieten scheinen und daher übergangen werden können.

An den Schluss dieser Beobachtungsreihe knüpfe ich noch die Bemerkung an, dass ich bei *Haemopsis* in dem Ovarium selbst nie Spermatozoen angetroffen habe, sondern nur in der Scheide, in welche bei der Begattung die Spermatophoren eingeführt werden.

Im Vergleich zu *Haemopsis* ist *Nephele vulgaris*, die zweite von mir untersuchte Hirudineenart, ein ungeeignetes Object, um die Umwandlung der Eier im Ovarium zu verfolgen. Die weiblichen Geschlechtsorgane bilden hier zwei lange, unregelmässig weite Schläuche, die eine Sonderung in Scheide, Eileiter und Ovarium nicht aufweisen, sondern sich nahezu gleichartig von der Ausführungsöffnung bis zum Ende verhalten. Wie bei *Haemopsis* sind sie von Flüssigkeit erfüllt. In dieser liegt aber nicht ein einzelner zelliger Faden, sondern mehrere verschieden grosse Zellgruppen von spindelförmiger Gestalt, die im Eischlauch hintereinandergereiht sind. Diese Körper sind ähnlich wie der verschlungene Faden bei *Haemopsis* von einer kleinzelligen Masse gebildet, in welcher kleinere und grössere Eier eingebettet sind. Dagegen unterscheiden sie sich von ihm dadurch, dass die reifen Eier nie an Stielchen über die Oberfläche hervorragen und sich daher der Untersuchung mehr entziehen. In der Flüssigkeit, welche den Zwischenraum zwischen diesen zelligen Körpern und der Membran des Ovarium ausfüllt, finden sich theils einzelne abgelöste

reife Eier, theils auch in Rückbildung begriffene; ausserdem sehr zahlreiche Spermatozoen, welche von den bei *Nephelis* direct in das Ovarium eingeführten Spermatophoren herrühren. An den reifen Eiern, deren Bau wir bei der Untersuchung der frisch gelegten Cocons kennen lernen werden, hat sich der Dotter von der Eihaut weit zurückgezogen. In dem so entstandenen Zwischenraum schwimmen viele Samenfäden, die mithin schon innerhalb des Ovarium, wie bereits ROBIN und LEYDIG mitgetheilt haben, durch die Eihaut eindringen.

Ueber die Umwandlung der reifenden Eier habe ich an diesem Object wegen der Ungunst der Verhältnisse keine Beobachtungen angestellt. Doch hielt ich diese kurzen Mittheilungen für nothwendig, um die im historischen Theil referirten Angaben ROBIN's zu berichtigen. Wie aus meiner Schilderung hervorgeht, entstehen die Eier nicht, wie ROBIN angibt, im Innern eines Spermatophor. vielmehr sind die von ihm als Ovospermatophore beschriebenen Zellgruppen, Gebilde, welche dem einfachen Eifaden bei *Haemopsis* entsprechen und jedenfalls auch schon im unbefruchteten, geschlechtsreifen Thier vorhanden sind. Ein Unterschied von *Haemopsis* wird dadurch mit herbeigeführt, dass die Samenfäden bei *Nephelis* bis in das Ende des Eischlauches vordringen können, wo sie auch die noch unreifen Eizellen umlagern. Ich stimme daher mit LEUCKART überein, der in seinem Werke über menschliche Parasiten in einer Anmerkung hervorhebt, dass ROBIN wohl offenbar von dem Eierstocksfaden, der jederzeit und schon lange vor der Begattung vorhanden ist, sich habe täuschen lassen.

Beurtheilung der Beobachtungen. Von den Beobachtungen, die ich über die Reifung der Eier im Ovarium mitgetheilt habe, bedürfen einige wie namentlich die am Keimbläschen eintretenden Veränderungen und die Entstehung der Spindel eine nähere Erklärung und Deutung. Es gilt hier die Frage zu entscheiden, ob und welcher Zusammenhang zwischen den Kernen des unreifen und des reifen Eies besteht.

BÜTSCHLI hält die Spindel, deren Entstehung er bei den Hirudineen selbst nicht untersucht hat, für das umgewandelte Keimbläschen. Diese Deutung lässt sich mit den geschilderten That-sachen nicht vereinbaren. Namentlich spricht gegen sie die ganz erhebliche Grössendifferenz zwischen den beiden Kernformen. Diese Schwierigkeit lässt sich nicht durch die Annahme heben, dass eine Schrumpfung des Keimbläschens vor seiner Umwandlung eingetreten

sei. Denn wäre in der That das geringe Volum der Spindel durch Schrumpfung bedingt, dann müssten sich auch auf den Uebergangstadien Schrumpfungerscheinungen nachweisen lassen; da das Keimbläschen von einer deutlich contourirten Membran umgeben ist, so müssten an dieser durch den Austritt von Flüssigkeit Einfaltungen hervorgerufen werden, wie sie in andern Fällen an schrumpfenden Kernen wahrgenommen werden können<sup>1)</sup>. Weiter sollte man erwarten, dass die Spindel selbst mit einer deutlichen Membran versehen ist. Eine solche scheint mir aber entweder ganz zu fehlen, oder sie besitzt, wenn sie vorhanden ist, jedenfalls eine viel zartere Beschaffenheit als die Keimbläschenmembran. Ganz unvereinbar mit der Deutung BÜTSCHLI's sind endlich die häufig erhaltenen Befunde von reifenden Eiern, in denen vom Keimbläschen nur noch der Keimfleck oder Theilstücke desselben erhalten waren.

Wenn wir somit von der Ansicht, dass die Spindel aus dem Keimbläschen direct durch Umwandlung entsteht, Abstand nehmen müssen, so ist damit noch keineswegs gesagt, dass jeder genetische Zusammenhang zwischen den beiden Kernformen fehlt. Für das Bestehen eines solchen lassen sich im Gegentheil eine Anzahl triftiger Gründe geltend machen. Von diesen scheinen mir namentlich folgende die grösste Tragweite zu besitzen:

1) Die Lage der beiden Kerne stimmt überein. Keimbläschen sowohl als Spindel liegen entweder in dem Centrum des Eies oder an einer bestimmten Stelle seiner Peripherie der Anheftungsstelle des Bindegewebsstranges gegenüber oder auf der Verbindungslinie beider Puncte.

2) Die im Centrum des Eies gelegene Kernspindel ist häufig von einem hellen körnchenfreien Hof umgeben, der etwa dem Umfang des Keimbläschens entspricht und von seiner Auflösung herzurühren scheint.

3) Bei der grossen Anzahl Eier, die auf den verschiedensten Stufen ihrer Entwicklung untersucht wurden, konnte ein kernloses Zwischenstadium nie beobachtet werden, vorausgesetzt, dass die Objecte in geeigneter Weise mit Reagentien behandelt worden waren.

4) Die Befunde bei der Auflösung des Keimbläschens und der Spindelbildung lassen sich in einer zusammenhängenden Reihe an-

<sup>1)</sup> Vergleiche hierüber die am Keimbläschen des Froscheies gemachten Beobachtungen.

ordnen. Namentlich führen die Bilder, wo die Membran des Keimbläschens aufgelöst und der Keimfleck in einzelne Stücke getheilt ist (Taf. I, Fig. 2), zu den Bildern über, wo inmitten zweier Strahlensysteme eine Anzahl kleiner Körperchen liegt, die aus Kernsubstanz bestehen (Taf. II, Fig. 5).

Die angeführten Gründe bestimmen mich einen Zusammenhang zwischen beiden Kernformen anzunehmen und glaube ich dann meine Beobachtungen in folgender Weise deuten zu müssen:

Bei der Reife des Eies erleidet das Keimbläschen eine Reihe von Veränderungen, indem sein Keimfleck in verschiedene Stücke zerfällt, seine Membran sich auflöst und der Kernsaft sich zum Theil mit dem Dotter vermischt. Diese Veränderungen verlaufen in gewisser Hinsicht unabhängig von einander, indem der Keimfleck noch bestehen kann, wenn schon die Membran des Keimbläschens aufgelöst ist und umgekehrt. Aus den Theilstücken des Nucleolus und einem Rest des Kernsaftes entsteht ein faseriger, spindelförmiger Kern. Die Art und Weise seiner Bildung aus den genannten Theilen hat sich genauer nicht beobachten lassen, und es muss dahingestellt bleiben, ob der ganze Nucleolus oder nur ein Theil desselben und ob die Nebenkügelchen in die Zusammensetzung der Spindel mit eingehen. Wahrscheinlich liegen hier Vorgänge von complicirter Natur vor, die der Beobachtung kaum oder nur sehr schwer zugänglich sind.

Der die Spindelbildung einleitende Zerfall der Kernsubstanz erinnert an Befunde, die BÜTSCHLI<sup>1)</sup> bei *Euplotes Charan*, mein Bruder<sup>2)</sup> bei *Spirochona* erhalten hat. Bei *Euplotes* schwellen die Nebenkern an und ihre Kernsubstanz sondert sich in eine Anzahl isolirter dunkler Körner, ehe die Umwandlung in die spindelförmigen Kapseln erfolgt. Aehnliches geht der faserigen Differenzirung des Kerns bei *Spirochona* voraus.

Wenn die Auflösung des Keimbläschens in der Mitte des Eies stattgefunden hat, rückt die Spindel an die Peripherie vor und kommt hier in die Richtung eines Eiradius zu liegen. In andern Fällen, wo schon das Keimbläschen selbst vor seiner Umbildung die beschriebene Lageveränderung erlitten hat, nimmt die sich bildende Spindel gleich die periphere Stellung ein.

<sup>1)</sup> BÜTSCHLI. Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle etc. Abhandl. d. SENKENB. naturf. Gesellsch. Bd. X pag. 122.

<sup>2)</sup> RICHARD HERTWIG. Ueber den Bau und die Entwicklung von *Spirochona gemmipara*. Jenaische Zeitschrift.



Das reife Ei löst sich von seiner Keimstätte ab und gelangt in die das Ovarium erfüllende Flüssigkeit. Hier bildet ein Theil der Eier sich zurück, zerfällt und dient wahrscheinlich zur Ernährung der übrigen. Nur ein Bruchtheil bleibt entwicklungsfähig, ihr Dotter zieht sich von der Eihaut weiter zurück. Spermatozoen dringen, bei *Nephelis* schon im Ovarialschlauch, bei *Haemopsis* erst in der Scheide, in den entstandenen Zwischenraum, in grosser Anzahl ein. Eine Weiterentwicklung erfahren diese Eier aber erst nach ihrer Ablage in die Cocons.

## 2. Die ersten Entwicklungsvorgänge des Eies im Cocon.

Im frisch gelegten Ei von *Nephelis* ist der Dotter von der Eihaut durch einen weiten Zwischenraum getrennt, in welchem zahlreiche bereits im Ovarium eingedrungene Spermatozoen liegen. Der Dotter zeigt die charakteristische Beschaffenheit, auf welche BÜTSCHLI aufmerksam gemacht hat und welche darin besteht, dass an seiner Oberfläche eine sehr dünne, homogene körnchenfreie Rindenschicht sich vorfindet und dass die Dotterkörnchen in netzförmig sich verbindenden Reihen angeordnet sind. Bei Behandlung mit Alkohol hebt sich von der Rindenschicht des Eies ein sehr feines Häutchen ab. Ob dasselbe durch Gerinnung aus der umgebenden etwas gallertigen Flüssigkeit oder durch Abscheidung aus dem Protoplasma entsteht, lasse ich dahingestellt. An einer Stelle der Eiperipherie findet sich in der schon früher beschriebenen radiären Lage noch unverändert der spindelförmige Kern mit je einem kleinen Strahlenkranz an seinen beiden Enden.

Während der ersten halben Stunde nach der Ablage des Cocons treten im Ei nur geringfügige Veränderungen am Kern und an dem ihn zunächst umgebenden Dotter ein (Taf. II, Fig. 1). Im Kern verlängern sich die Stäbchen der mittleren Verdichtungszone (der Kernplatte STRASBURGER's), im Dotter vergrössern sich die homogenen Höfe an den beiden Enden der Spindel und die radienartige Strahlung wird schärfer und dehnt sich auf eine immer grösser werdende Partie des Eies aus. Am auffälligsten ist diese Veränderung an dem peripheren Pole des Kerns, wo an der Oberfläche des Dotters durch das Zurückweichen der Körnchen ein heller homogener Ausschnitt entstanden ist, der auch am lebenden Objecte leicht gesehen werden kann.

Etwa nach drei viertel Stunden beginnt die Bildung des ersten Richtungskörpers an der Stelle, an welcher die Spitze der Spindel die Oberfläche berührt (Taf. II, Fig. 2). Hier wölbt sich die im hellen Ausschnitt angesammelte homogene Substanz über die Oberfläche der Dotterkugel hervor und bildet einen kleinen Hügel, dessen Basis von der peripheren Strahlung der Spindel umgeben ist. Nach einiger Zeit verlängert sich der Hügel und nimmt eine conische Form an, seine Basis verschmälert sich und wird endlich durch eine ringförmige Furche eingeschnürt (Taf. II, Fig. 3). Aus dem Hügel entsteht so ein kleines Kügelchen, das homogenes Protoplasma enthält und einzelne wenige Dotterkörnchen einschliesst. Durch einen kurzen dicken Stiel hängt es mit der Oberfläche des Dotters, der wieder Kugelgestalt angenommen hat, zusammen. Der erste Richtungskörper ist hiermit gebildet.

Während diese schon am lebenden Objecte wahrnehmbaren Vorgänge an der Eioberfläche sich abspielen, treten gleichzeitig auch an der Kernspindel wichtige Umbildungen ein. In gleichem Maasse als der Plasmahügel sich emporwölbt, rückt sie von dem Centrum des Eies noch weiter ab, indem ihr peripheres Ende an der höchsten Spitze des Hügels gleichsam angeheftet bleibt (Taf. II, Fig. 2). Ihre mittlere Verdichtungszone spaltet sich in zwei Hälften, die seitlichen Verdichtungszone; diese rücken, wie man bei Durchmusterung einer grösseren Anzahl von Präparaten durch Combination feststellen kann, allmählig weiter auseinander (Taf. II, Fig. 3). Durch feine Fäden bleiben die Körnchen der beiden Verdichtungszone untereinander in Verbindung. Infolge dieser Veränderungen hat die Spindel an Länge erheblich gewonnen. Sie kommt daher, wenn die Abschnürung der conischen Hervorwölbung und die Bildung des ersten Richtungskörpers eintritt, zur Hälfte in diesen, zur Hälfte in die oberflächliche Schicht des Dotters zu liegen. Zu dieser Zeit hat auch die Strahlung an den beiden Enden der Spindel etwas abgenommen. Namentlich gilt dies für den im Richtungskörper liegenden Theil. Hier erkennt man nur eine sehr undeutliche und wenig ausgeprägte radiäre Anordnung der Plasmatheilchen, um ein dunkles Korn, die peripher gelegene Spitze der Spindel.

Die weiteren Veränderungen, die unmittelbar an die Abschnürung des ersten Richtungskörpers sich anreihen, sind unbedeutend und bestehen hauptsächlich darin, dass der anfangs kurze und dicke Stiel desselben sich verdünnt und verlängert (Taf. II, Fig. 4). Hierdurch wird die Plasmakugel, was sich namentlich gut an Osmium-

präparaten erkennen lässt, in den Raum zwischen Dotter und Eihülle weit hineingeschoben. Die beiden Spindelenden werden noch beträchtlich weiter von einander entfernt und ebenso vergrössert sich auch der Abstand zwischen den beiden Körnchenzonen, zwischen der im Richtungskörper und der in der Dotterrinde gelegenen. Feine Fasern nehmen von beiden ihren Ursprung, ob diese aber noch den verlängerten Stiel durchsetzen und untereinander zusammenhängen, liess sich bei der Kleinheit und schwierigen Natur des Gegenstandes nicht mehr erkennen. BÜTSCHLI, dessen Angaben über Lage und Beschaffenheit der Körnchen und Kernfäden mit meinen Beobachtungen übereinstimmen, beschreibt eine solche Verbindung.

In der hier gegebenen Schilderung habe ich eine solche Lagerung des Untersuchungsobjectes vorausgesetzt, in welcher Ei und Richtungskörper neben einander in der Ebene des Objectträgers sich befinden. In der Kernspindel sieht man bei dieser Lage die mittlere Verdichtungszone und später die aus ihr durch Spaltung entstehenden seitlichen Zonen als eine oder als zwei Reihen dunkel glänzender Körnchen. Vervollständigt wird diese Anschauung durch Präparate, an denen man von oben auf den Richtungskörper sieht. Von der Spindel lassen sich jetzt nur die beiden Verdichtungszone erkennen, wobei man den Tubus des Mikroskops bald höher bald tiefer einstellen muss. Dieselben erscheinen als zwei Kreise glänzender Körnchen, von welchen der eine die Mitte des Richtungskörpers einnimmt, der andere dicht unter der Dotteroberfläche liegt.

Zur Zeit wo die zuletzt beschriebenen Umbildungen an der Spindel beobachtet wurden, ist an der Oberfläche des Eies in der dem Richtungskörper abgewandten Hälfte eine ganz neue Erscheinung aufgetreten (Taf. II, Fig. 4). Ein kleiner, homogener Hof ist hier wahrzunehmen, um welchen die Dotterkörnchen eine deutlich strahlige Anordnung besitzen. Es bestehen mithin jetzt in der Eizelle zwei Strahlensysteme, welche durch einen ziemlich beträchtlichen Zwischenraum getrennt sind und keinerlei Zusammenhang untereinander haben. Die eine Sonne gehört dem im Dotter gebliebenen Ende der Kernspindel an, die zweite Sonne ist neu entstanden; in welcher Weise, konnte von mir nicht festgestellt werden.

Die im Ei jetzt weiterhin zu beobachtenden Veränderungen führen zur Bildung des zweiten Richtungskörpers über. Etwa zwei Stunden nach Ablage der Cocons erkennt man im Dotter wieder eine völlig ausgebildete Spindel, welche die Stelle einnimmt, wo früher die auf dem letzten Stadium beschriebene Spindelhälfte



lag (Taf. II, Fig. 6). In welcher Weise sie aus dieser entstanden ist, kann ich nicht entscheiden, da es mir nicht gelingen wollte, die vermittelnden Uebergangsstufen aufzufinden. Die Spindel besitzt etwa dieselbe Grösse wie die im frisch gelegten Ei beobachtete und besteht wie diese aus feinen Fäden, deren Mitte zu je einem dunkel glänzenden Kern angeschwollen ist. Mit ihrem peripheren Ende stösst sie an den Stiel des Richtungskörpers, der sich in seiner Beschaffenheit unverändert erhalten hat und daher auch noch die Scheibe der glänzenden Körnchen aufweist. An beiden Enden der Spindel hat sich ein homogener Hof mit radiärer Strahlung gebildet. Man bemerkt daher jetzt, da auch die isolirte strahlige Figur am entgegengesetzten Eipole noch fortbesteht, im Ganzen drei Strahlensysteme in der Eizelle. Dieselben nehmen bald an Ausdehnung mehr zu, indem die Radien sich verlängern und zugleich deutlicher werden.

Es wiederholen sich nun von hier ab dieselben Erscheinungen, welche wir schon bei der Bildung des ersten Richtungskörpers kennen gelernt haben. Am peripheren Ende nimmt die Ansammlung der homogenen Substanz zu. Dann wölbt sie sich, etwa eine halbe Stunde nach dem Entstehen der zweiten Spindel, hügelartig über die Eioberfläche hervor und drängt den erst geformten Richtungskörper, der auf der Spitze des Hügels befestigt ist, gegen die Dotterhaut an (Taf. III, Fig. 1). Gleichzeitig hat die Spindel, welche der sich hervorwölbenden Substanz gefolgt ist, an Länge zugenommen, ihre mittlere Verdichtungszone ist wieder in zwei Hälften zerfallen, so dass jetzt in der Flächenansicht zwei Körnchenreihen wahrzunehmen sind. Dieselben liegen zunächst nahe bei einander und sind durch feine Fäden verbunden. An später abgetödteten Eiern dagegen trifft man sie weiter auseinandergerückt. Hierdurch kömmt die eine Körnchenreihe nahe an die Oberfläche des Hügels, die andere unterhalb der Eiperipherie zu liegen. Zwischen beiden nimmt man noch eine streifige Bildung wahr, als ob Fäden von einer Zone zur andern verliefen.

An einer weiteren Reihe von noch älteren Präparaten (Taf. III, Fig. 2) kann man dann verfolgen, wie der Hügel an seiner Basis sich mehr und mehr verdünnt und einschnürt, bis eine zweite Plasmakugel entstanden ist, die durch einen anfänglich dickeren, dann dünner und länger werdenden Stiel zunächst noch an dem Ei angeheftet bleibt. In ihrem Innern schliesst die Kugel die eine Hälfte der noch mehr verlängerten Spindel ein, während die andere

Hälfte im Ei zurückbleibt. An Grösse übertrifft dieser zweite Richtungskörper etwas den zuerst gebildeten.

Die auf diesem Stadium erhaltenen Präparate zeigen uns bei genauerer Untersuchung folgende Beschaffenheit. An dem einen Pol des Eies liegen die zwei nach einander abgeschnürten Richtungskörper, ein zuerst geformter kleinerer und ein nach ihm entstandener etwas grösserer. Sowohl unter sich als mit dem Dotter hängen sie durch dünne Verbindungsstränge zusammen. Die beiden Körper bestehen zum grossen Theil aus ziemlich körnchenfreier Dottersubstanz und enthalten, ein jeder in seiner Mitte, eine Körnchenscheibe. Im Dotter selbst treffen wir unterhalb der Anheftungsstelle der Richtungskörper eine halbe Kernspindel mit einer dritten Körnchenscheibe, die an allen Präparaten stets mit Deutlichkeit zu sehen war. Um das zugespitzte Ende der Spindelhälfte erkennt man noch einen homogenen Hof und um diesen eine schwache radiäre Strahlung. Zu erwähnen ist auch, dass das isolirte Strahlensystem jetzt von der Oberfläche mehr nach der Mitte des Eies gerückt ist.

In raschem Anschluss an die zuletzt beschriebenen Vorgänge spielt sich im Dotter eine dritte Reihe von Erscheinungen ab, die zur Bildung des Furchungskernes führen, und in ihrer Aufeinanderfolge in den Figuren 3 bis 6 dargestellt sind. Die beiden Strahlensysteme, welche nach der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers allein noch im Dotter vorhanden waren, beginnen undeutlicher zu werden (Taf. III, Fig. 3). An der Stelle, wo früher die Körnchenscheibe der im Ei zurückgebliebenen Spindelhälfte lag, ist ein Häufchen kleiner Vacuolen aufgetreten, die dicht zusammengedrängt sind. Gleichzeitig hat sich im Centrum des Eies dort, wo das zweite Strahlensystem zuletzt seinen Platz eingenommen hatte, eine kleine Vacuole gebildet, um welche noch eine schwach radiäre Anordnung des Dotters sich erkennen lässt. Die vacuolenartigen Gebilde besitzen eine dunkelglänzende Rinde von dem Aussehen der Kernsubstanz, wodurch sie sich vom Dotter scharf abgrenzen. In dem von der Rinde umschlossenen flüssigen Inhalt sind kleine, dunkle Körnchen suspendirt.

Bald nehmen die in der Eiperipherie aufgetretenen Vacuolen an Grösse zu und fliessen zu einem einfachen, gelappten Körper zusammen, der sich schon jetzt mit Sicherheit als ein Kern erkennen lässt (Taf. III, Fig. 4). Ebenso wächst auch die centrale Vacuole, die gleichfalls unzweifelhaft als Kern zu deuten ist. Jetzt wandert der periphere Kern auf den centralen zu, beide legen sich in der

Mitte des Eies aneinander und platten sich an ihren Berührungsflächen gegenseitig ab (Taf. III, Fig. 5). Sie sind durch allmähliches Aufnehmen von Kernsaft zu zwei Blasen von ziemlich beträchtlicher Grösse angeschwollen. An Essigsäurepräparaten unterscheidet man an ihnen eine dichte Rindenschicht und einen flüssigen Inhalt, der von Körnchenhaufen und netzartigen Strängen mit knotigen Anschwellungen durchsetzt ist. Diese Beschaffenheit ist indessen augenscheinlich ein durch die angewandte Essigsäure hervorgerufenes Kunstproduct, denn an Eiern, die mit 1 procentiger Osmiumsäure zehn Minuten lang behandelt worden sind, bleibt der Kerninhalt durchaus homogen und wird nur nach Aussen von einer etwas dichteren Rindenschicht abgegrenzt. Nach zahlreichen Messungen erreichen die Kerne im Durchschnitt den beträchtlichen Durchmesser von 20  $\mu$ .

Die Conjugation der beiden Kerne ist gewöhnlich drei und eine halbe Stunde nach Ablage der Eier eingetreten. Eine Verschmelzung derselben zu einem einfachen Kern ist mir trotz Durchmusterung vieler Präparate nicht vor die Augen gekommen, auch nicht in den Cocons, in denen ich conjugirte Kerne und Eier in Vorbereitung zur Zweitheilung gleichzeitig antraf. Wahrscheinlich ist dieses Stadium daher von nur kurzer Dauer. Vielleicht findet auch die Verschmelzung in der Mehrzahl der Fälle erst dann statt, wenn die abgeplatteten zwei Kerne sich zu strecken und zur Spindel umzuformen beginnen.

Es bleiben mir jetzt noch einige Veränderungen nachzutragen, welche die Richtungskörper während der Vorgänge, die sich in der Eizelle abspielten, erlitten haben. Zur Zeit wo an der Eioberfläche die Kernvacuolen erschienen, sieht man in dem zuletzt ausgetretenen Richtungskörper eine Anzahl kleiner Vacuolen an der Stelle der Körnchenscheibe entstehen (Taf. III, Fig. 3). Auch sie vergrössern sich ein wenig (Taf. III, Fig. 4) und bilden auf dem Stadium, wo im Eicentrum die zwei Kerne zusammengetreten sind, eine einzige grössere Vacuole, die eine dunklere Rindenschicht besitzt. Sie färbt sich in Carmin besonders nach vorausgegangener Osmiumbehandlung stärker als die Umgebung (Taf. III, Fig. 5).

Auch der zuerst entstandene Richtungskörper erhält sich nicht unverändert, sondern schnürt sich durch eine seichte Furche noch einmal ein, so dass jetzt im Ganzen drei Kugeln, zwei kleine und eine grössere zu unterscheiden sind (Taf. III, Fig. 4). Wie sich hierbei die Körnchenscheibe verhält, ist mir nicht klar geworden.



Einige Male wollte es mir scheinen, als ob sie in zwei zerfallen wäre.

Die Verbindung der Richtungskörper mit dem Dotter erhält sich noch längere Zeit und löst sich erst, wenn das Ei sich zur Zweitheilung anschickt. Nach ihrer Abtrennung bleiben sie an ihrer alten Stelle zwischen Ei und Dotterhaut liegen. Zu dieser Zeit ändert sich auch die Form der Richtungskörper. Die drei Portionen vereinigen sich wieder zu einem Körper, der eine ovale, flache Scheibe darstellt. In dieser bemerkt man nach Osmium-Carminbehandlung drei kleine Körperchen, die sich lebhafter gefärbt haben.

Beurtheilung der Beobachtungen. Die mitgetheilten Beobachtungen<sup>1)</sup> stimmen in vieler Hinsicht mit den Angaben ROBIN's und BÜTSCHLI's überein. Die genaue Darstellung, welche der französische Forscher von den äusserlich wahrnehmbaren Erscheinungen liefert, entspricht fast durchweg den von mir beobachteten Vorgängen. Dagegen herrscht eine erhebliche Differenz zwischen unseren beiderseitigen Mittheilungen, wo es sich um die Bestimmung der Dauer der einzelnen Entwicklungsprocesse handelt.

ROBIN lässt bei einer Temperatur von 12–14 Grad die Bildung der Richtungskörper in sehr constanter Weise erst 5–6 Stunden nach der Ablage der Cocons beginnen und etwa  $2\frac{1}{2}$ –3 Stunden dauern. Erst nach 10 Stunden soll die erste Spur von einem Furchungskern zu bemerken sein. Dagegen sah ich den ersten Richtungskörper stets schon  $\frac{3}{4}$  Stunden nach der Ablage der Eier entstehen und fand schon die ersten zweigetheilten Eier nach etwa fünf Stunden vor. Die von mir gegebenen Bestimmungen sind aus einer grossen Anzahl von Fällen gewonnen, in denen bei isolirten Thieren die Eiablage beobachtet und die Zeit genau aufgezeichnet wurde. Hierbei muss ich jedoch hervorheben, dass ich nicht in allen Fällen die gleichen Zeitmaasse erhielt. So fand ich z. B. in einem Cocon den zweiten Richtungskörper, der in der Regel nach  $2\frac{3}{4}$  Stun-

---

<sup>1)</sup> Die Veränderungen, welche zur Eitheilung führen, habe ich nicht eingehender untersucht. Einige gelegentlich gemachte Beobachtungen mögen hier eine kurze Erwähnung finden: Auf Taf. II Fig. 6 habe ich den Beginn der Spindelbildung dargestellt. In der grossen Spindel, welche einen gleichmässig fasrigen Bau zeigt, ist eine mittlere Verdichtungszone noch nicht entwickelt. Die Höfe und die radiäre Strahlung an den beiden Spindelenden sind schon sehr deutlich und ausgedehnt — die ersten zweigetheilten Eier wurden 5 Stunden nach der Ablage beobachtet. — Auf den späteren Theilungsstadien erscheinen in den vacuolenartigen Kernen regelmässig beschaffene runde Kügelchen aus Kernsubstanz, echte Nucleoli.

den gebildet wird, erst nach 5 Stunden in der Abschnürung vom Dotter begriffen, also zu einer Zeit, wo sonst gewöhnlich das Ei sich zu furchen anfängt oder bereits getheilt ist. Solche Fälle glaube ich aber als anomale bezeichnen zu müssen, und hier schien mir die Verlangsamung in der Entwicklung dadurch veranlasst worden zu sein, dass in dem Reagensglas, in welchem die Nephelis isolirt gehalten wurde, das Wasser schon älter als einen Tag und daher wahrscheinlich an Sauerstoff arm war. Wenn ich von solchen Ausnahmen absehe, so glaube ich, dass die von mir gemachten Zeitbestimmungen unter normalen Bedingungen sich als zutreffend herausstellen werden. Es ist mir daher unverständlich, wie die bedeutenden Differenzen in den ROBIN'schen Zeitbestimmungen sich erklären lassen. Denn erst dann, wenn wir von denselben die ersten 5—6 Stunden, nach deren Ablauf die Bildung der Richtungskörper beginnen soll, wegstreichen, würden die übrigen Zeitangaben mit den meinigen übereinstimmen.

Hinsichtlich der wichtigen Veränderungen, die im Innern der Eizelle sich vollziehen, finde ich in der Darstellung ROBIN's keine Anknüpfungspunkte, da die fasrig differenzirten Kernformen bei der vom französischen Forscher angewandten Methode auch nicht bemerkt werden konnten. Hier habe ich zum Theil durch meine Beobachtungen die ganz neuen Angaben BÜTSCHLI's bestätigen können: das Vorhandensein einer Spindel im frisch gelegten Ei, die Betheiligung derselben an der Bildung der Richtungskörper, das Auftreten eines isolirten Strahlensystems, die Entstehung des Furchungskerns aus zwei kleinen Kernehen, die allmählig anschwellen und verschmelzen. BÜTSCHLI's Figuren 1—7 (Tafel I) und ein Theil der von mir entworfenen gleichen sich ziemlich vollständig. Dagegen hat BÜTSCHLI wichtige Uebergangsstadien nicht beobachtet, wie die Hervorwölbung eines Protoplasmahäutgels vor der Bildung des ersten und des zweiten Richtungskörpers und das wichtige Stadium, wo vor dem Auftreten der peripheren Kernvacuolen eine Spindelhälfte in der Dotteroberfläche liegt. Hierdurch und wohl auch durch allgemeine Anschauungen veranlasst, die BÜTSCHLI sich beim Studium der Infusorien gebildet hat, ist er zu einer Deutung der Vorgänge gelangt, von welcher die meinige sowohl hinsichtlich der Entstehung der Richtungskörper als auch des Furchungskerns in jeder Beziehung abweicht.

In den Richtungskörpern haben wir nach BÜTSCHLI's Ansicht das spindelförmig metamorphosirte Keimbläschen vor uns, das aus

dem Ei herausgestossen worden ist und sich hierbei durch einen activen Theilungsprocess in zwei bis drei Abschnitte eingeschnürt hat. Um das auffällige Missverhältniss in der Grösse der beiden verglichenen Objecte zu erklären, nimmt BÜTSCHLI eine Quellung an, welche gleichzeitig bei der Ausstossung eintritt. Aus meinen Beobachtungen geht indessen hervor, dass der Richtungskörper nur zum kleinsten Theil vom Kern, in seiner Hauptmasse dagegen von ziemlich körnchenfreiem Protoplasma gebildet wird. Wir müssen daher auch den beobachteten Erscheinungen eine andere Deutung geben und werden hierbei aus den Veränderungen, welche während der Entstehung der Richtungskörper an der Kernspindel und am Protoplasma beobachtet werden konnten, unser Urtheil zu bilden haben.

Die fasrige Differenzirung des Kerns, die in der Spindel später eintretende Spaltung der mittleren Verdichtungszone in zwei Hälften, das Auseinanderrücken der so entstandenen seitlichen Verdichtungs-zonen entsprechen Punct für Punct den jetzt mehrfach constatirten Vorgängen bei der Kerntheilung. Es kann mithin keinem Zweifel unterliegen, dass eine Kerntheilung bei der Entstehung sowohl des ersten als des zweiten Richtungskörpers in regelmässiger Weise stattfindet. Nur ein Punct ist mir hier unklar geblieben. Derselbe betrifft die Bildung der zweiten Spindel. Nach dem gewöhnlichen Theilungsverlauf müsste die Spindelhälfte, welche nach der Abschnürung des ersten Richtungskörpers in der Dotterrinde zurückbleibt, sich zunächst zu einem homogenen Zellkern umbilden, und dieser erst müsste wieder sich strecken und zur zweiten Spindel werden, welche bei der Entstehung des anderen Richtungskörpers sich theilt. Ich habe auch Präparate erhalten, welche mir für einen solchen Vorgang zu sprechen schienen; Präparate, an denen die Körnchen der im Ei gebliebenen Spindelhälfte sich mit Kernsaft etwas imbibirt hatten und kleine Vacuolen bildeten. Da ich indessen die übrigen Zwischenstadien nicht aufgefunden habe, so kann ich die andere Möglichkeit, dass vielleicht die Spindelhälfte auf directem Wege zur zweiten Spindel sich ergänzt, nicht ganz von der Hand weisen. An Objecten, die neue continuirliche Beobachtung gestatten, wird sich dieser zweifelhafte Punct leicht entscheiden lassen.

Wenn wir jetzt zweitens die Veränderungen am Dotter in das Auge fassen, so treten uns hier dieselben characteristischen Erscheinungen entgegen, welche bei der Zelltheilung in der Neuzeit beobachtet worden sind. An den beiden Enden der Spindel sammelt



sich homogenes Protoplasma an und bildet daselbst einen hellen Hof und eine Strahlenfigur. Diese Plasmastructuren sind einige Zeit vor der Entstehung eines jeden Richtungskörpers wenig ausgebildet, nehmen dann aber an Umfang und Deutlichkeit zusehends zu und erreichen den Höhepunct ihrer Entwicklung, wenn in der Spindel die mittlere Verdichtungszone sich gespalten hat. Wie bei der Zelltheilung, so führen auch hier die hervorgehobenen Veränderungen zu einer Sonderung des Dotters in zwei Theile. Indem das am peripheren Ende der Spindel angesammelte Protoplasma sich zu einem Hügel emporgewölbt und durch eine Furche allmähig abschnürt, entstehen zwei Theilproducte, von denen ein jedes eine Hälfte des langgestreckten spindelförmigen Kerns einschliesst, auf der einen Seite ein kleines Plasmakügelchen — der Richtungskörper —, auf der andern Seite eine grosse Dotterkugel — das Ei —.

Aus den hier angestellten Betrachtungen geht klar hervor, dass die Bildung eines jeden Richtungskörpers nach Art der Zelltheilung erfolgt. Wenn wir hierzu noch weiter in Betracht ziehen, dass die Theilproducte von so ungleicher Grösse sind, dann werden wir den Process genauer als Zellknospung bezeichnen müssen.

Die an den Richtungskörpern nach der Knospung beobachteten Veränderungen verlangen jetzt noch eine nähere Beurtheilung. Im Allgemeinen vollziehen sich dieselben wenig in der Weise, welche man nach analogen Vorgängen zu erwarten berechtigt wäre. Eine Ausnahme macht nur der zweite Richtungskörper, welcher gleich nach seiner Abschnürung dieselben Umbildungen, wie eine durch Theilung entstandene Tochterzelle erleidet. Indem die Verdichtungszone der ihm angehörenden Spindelhälfte mit Kernsaft sich imbibirt, indem die so gebildeten kleinen Vacuolen zu einer einzigen, runden Vacuole verschmelzen, welche in Carmin sich merklich stärker färbt, entspricht der zweite Richtungskörper vollständig einer kleinen Zelle mit ihrem Kern. Dagegen muss es als auffällig bezeichnet werden, dass im ersten Richtungskörper die Körnchenscheibe der Spindelhälfte so lange unverändert bleibt und nicht zu einem einfachen Zellkern sich umwandelt. Auch bin ich darüber unklar geblieben, was die späterhin stattfindende Einschnürung zu zwei kleineren Kügelchen zu bedeuten hat. Ob hier eine Zelltheilung vorliegt, woran man wohl zunächst denken muss, kann ich nicht entscheiden, da das Verhalten der Kerntheile nicht so leicht festzustellen ist. Unverständlich bleibt ferner das Verschmelzen der drei Proto-

plasmakügelchen mit ihren Kerntheilen zu einer einzigen flachen Scheibe.

So sehen wir, wie das weitere Verhalten der durch Knospung entstandenen Gebilde manche Besonderheiten zeigt, die sich unserm Verständniss noch entziehen, und von denen sich vorläufig nicht sagen lässt, wodurch sie bedingt sind.

Die von mir gewonnenen Ergebnisse stimmen vollständig mit den kürzlich veröffentlichten Untersuchungen STRASBURGER's<sup>1)</sup> über die Canalzelle der Coniferen überein. Derselbe hat am jungen Ei der Kiefer beobachten können, dass der Zellkern geraume Zeit vor der Befruchtung an die Oberfläche rückt, an das Ende des Eies, welches an den Hals des Archegonium anstösst. Kurz vor der Empfängniszeit sah er den Kern sich in zwei Hälften theilen, von welchen die eine im Ei erhalten bleibt und vom Pollenschlauch befruchtet wird, die andere zum Kern der Canalzelle wird, welche nur eine geringe Menge Protoplasma enthält. In der Canalzelle erblickt STRASBURGER — worin ich ihm vollkommen zustimme — ein Analogon desjenigen Gebildes, das bei den thierischen Eiern den Namen Richtungskörper führt. Auch spricht er hier die Vermuthung aus, dass in den von BÜTSCHLI beschriebenen Fällen der Spindelausstossung wohl nur die eine Hälfte der Spindel ausgestossen wird, die andere im Ei verbleibt, eine Vermuthung, die ich durch meine Untersuchungen habe bestätigen können.

Bei der Beurtheilung der zweiten Gruppe von Erscheinungen handelt es sich um die Frage nach der Herkunft der zum Furchungskern zusammentretenden Elemente<sup>2)</sup>.

Hier haben meine Untersuchungen den sicheren Nachweis geliefert, dass der an der Eiperipherie entstehende Kern von der Kernspindel abstammt und zwar von der Hälfte derselben, welche nach der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers im Dotter zurückbleibt. In der Art und Weise wie der periphere Kern sich bildet, wiederholen sich vollkommen die Erscheinungen, wie sie

---

<sup>1)</sup> STRASBURGER. Ueber Zellbildung und Zelltheilung. 2. Aufl. Jena 1876. pag. 293—297.

<sup>2)</sup> In seinen speciellen Untersuchungen hat BÜTSCHLI die Frage nach der Herkunft der Kerne nicht aufgeworfen und eine Deutung nicht versucht. Auf die im allgemeinen Theil von ihm ausgesprochenen Vermuthungen komme ich am Schluss dieser Arbeit noch zu sprechen.

nach jeder Kerntheilung zu beobachten sind, wo aus den Körnchen jeder Verdichtungszone zunächst durch Aufnahme von Zellsaft eine Anzahl von kleinen Vacuolen entsteht, welche anwachsen und endlich zu einer einzigen verschmelzen. Der Haufen kleiner Vacuolen entspricht daher nicht einer Vielheit, sondern einem einzigen Zellkern. Da nun die Spindel selbst wiederum von der Kernsubstanz des Keimbläschens sich hat ableiten lassen, so erhalten wir das wichtige Resultat, dass vom Keimbläschen bis zum Furchungskern ein ununterbrochener Zusammenhang zwischen den verschiedenen Kerngenerationen herrscht.

Ueber die Herkunft des zweiten Kerns geben uns die Beobachtungen am Hirudineenei keinen Aufschluss. Dagegen lässt sich hierüber eine Vermuthung aufstellen, wenn wir die Beobachtungen am Ei des *Toxopneustes lividus* zum Vergleich heranziehen. Wir finden dann, dass das isolirte Strahlensystem, welches bei *Nephelis* nach der Abschnürung des ersten Richtungskörpers am entgegengesetzten Eipol nahe der Oberfläche erscheint, der Strahlenfigur gleichwerthig ist, welche beim *Toxopneustes* 5—10 Minuten nach Vornahme der künstlichen Befruchtung auftaucht. Bei *Toxopneustes* habe ich als Ursache des homogenen Protoplasmahofes und der radiären Anordnung der Dotterkörnchen einen kleinen Kern nachgewiesen und diesen vom Körper eines eingedrungenen Spermatozoon abgeleitet. Da nun bei *Nephelis* gleiche Verhältnisse vorliegen und später auch eine an Grösse allmähig zunehmende Kernvacuole beobachtet werden kann, so habe ich Grund anzunehmen, dass auch hier das Strahlensystem durch den Kern eines eingedrungenen Spermatozoon hervorgerufen wird. Einen Kern habe ich beim ersten Auftreten des Strahlensystems wohl deswegen nicht nachweisen können, weil die angewandte Untersuchungsmethode mit Essigsäure für den Nachweis eines so kleinen Körperchens eine ungeeignete war, Osmium-Carminpräparate mir aber hier nicht gelingen wollten. So führt uns auch bei *Nephelis* die Beurtheilung der beobachteten Erscheinungen zu dem gleichen Endergebniss, wie bei *Toxopneustes*, dass der Furchungskern aus der Conjugation zweier geschlechtlich unterschiedener Kerne entsteht, eines weiblichen Kernes, der vom Keimbläschen sich ableitet und eines männlichen Kernes, der vom Körper eines eingedrungenen Spermatozoon abstammt.

Es lässt sich jetzt noch die Frage aufwerfen, ob die Bildung der Richtungskörper vor oder nach der Befruchtung stattfindet und in



welchem Verhältniss sie zu dieser steht. Die Beantwortung dieser Frage wird bei vorliegendem Object sehr verschieden ausfallen, je nach der Auffassung, welche man sich vom Wesen der Befruchtung gebildet hat. Wenn meine Ansicht richtig ist, dass man von einem befruchteten Ei erst von dem Momente sprechen kann, wo Ei- und Spermakern zum Furchungskern verschmolzen sind, dann liegt es auf der Hand, dass die Bildung der Richtungskörper vor der Befruchtung abläuft. Man kann daher in gewissem Sinne diese Entwicklungserscheinung als eine parthenogenetische bezeichnen. Hierfür sprechen auch die von STRASBURGER gewonnenen Ergebnisse, nach welchen die Bildung der Canalzelle bei den Coniferen unzweifelhaft längere Zeit vor der Bestäubung geschieht.

Indem ich somit die Entstehung der Richtungskörper vor den Abschluss der Befruchtung verlege, muss ich es gleichwohl unentschieden lassen, ob nicht bei Nephelis durch den Eintritt eines befruchtenden Spermatozoon ein Einfluss auf den Verlauf des ganzen Processes ausgeübt wird. Es können hier ganz ähnliche Erscheinungen wie bei der Reifung des Eies vorliegen. Bekanntlich erfolgt bei vielen Thieren die Auflösung des Keimbläschens vor und unabhängig von der Befruchtung, bei anderen wiederum scheint sie durch dieselbe veranlasst und befördert zu werden, wie es VAN BENEDEN<sup>1)</sup> für Asteracanthion, BÜTSCHLI<sup>2)</sup> für Nematoden angibt. Ob nun in der That durch den Befruchtungsact in ähnlicher Weise die Abschnürung der Richtungskörper beeinflusst wird, lässt sich bei Nephelis nicht sicher stellen. Zur Aufklärung dieses Punctes wird man nach Objecten suchen müssen, die eine künstliche Befruchtung vorzunehmen gestatten. Eine Parallelbeobachtung von unbefruchteten und befruchteten Eiern würde gewiss hier interessante Ergebnisse liefern.

Im Anschluss an die Hirudineen will ich noch kurz die ähnlichen Entwicklungserscheinungen im Ei der Gastropoden<sup>3)</sup> besprechen. Auch hier hat uns BÜTSCHLI zuerst mit den wichtigen Veränderungen im Innern des Eies bekannt gemacht. Er lässt das Keimbläschen sich spindelförmig differenziren und bald nach der Eiablage ausgestossen werden und in die Richtungskörper überge-

<sup>1)</sup> VAN BENEDEN. Contributions à l'histoire de la vésicule germinative et du noyau embryonnaire. Bulletins de l'Académie royale de Belgique 2<sup>mé</sup> série, t. LXI. No. 1. 1876.

<sup>2)</sup> BÜTSCHLI. l. c. pag. 229—230.

<sup>3)</sup> BÜTSCHLI. l. c. pag. 26—34.

hen. An der Peripherie lässt er dann eine grössere Anzahl von Kernen sich bilden und diese zum Furchungskern verschmelzen. Da nun, wie BÜTSCHLI selbst angibt, die Bildungsweise der Richtungskörper bei Gastropoden ganz dieselbe wie bei Nephelis ist, und seine Angaben und Abbildungen uns manche Vergleichspunkte bieten, so bin ich keinen Moment zweifelhaft, dass auch hier die Richtungskörper nicht durch Ausstossung des Keimbläschens sondern durch Zellknospung gebildet werden. Ferner deute ich die an der Austrittsstelle des zweiten Richtungskörpers in der Anzahl von 9 und mehr erscheinenden kleinen Vacuolen nicht für ebenso viele isolirte Kernchen, sondern sehe in ihnen wie bei Nephelis die zusammengehörigen Elemente eines einzigen Kerns und leite dieselben von der Spindelhälfte ab, welche nach der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers im Ei zurückgeblieben ist. Das von BÜTSCHLI bei Lymnaeus beobachtete einzelne Strahlungssystem, welches im Centrum des Eies öfters nach Hervorknospung des ersten Richtungskörpers bemerkbar wurde, führe ich, wie bei Nephelis, auf den Kern eines eingedrungenen Spermatozoon zurück. Mithin ist auch der Furchungskern der Gastropoden nicht, wie BÜTSCHLI zuerst angegeben und seitdem mehrfach citirt worden ist, ein Product von vielen, sondern nur von zwei Kernen, eines Ei- und eines Spermakerns.

## II. Abschnitt.

Die ersten Entwicklungsvorgänge im Ei der Amphibien. (*Rana temporaria* und *Rana esculenta*.)

Ueber das Ei der Amphibien liegt eine sehr ausgedehnte Literatur vor. Auf eine ausführliche geschichtliche Darstellung derselben kann ich verzichten, da in den neuerdings erschienenen Untersuchungen von GÖTTE und BAMBEKE die älteren Arbeiten schon in eingehender Weise zusammengestellt worden sind. Ich beschränke mich daher allein darauf einen Ueberblick über die Resultate zu geben, zu welchen die letztgenannten Forscher gelangt sind.

GÖTTE<sup>1)</sup> hat in seiner 1875 erschienenen Entwicklungsgeschichte

<sup>1)</sup> GÖTTE. Die Entwicklungsgeschichte der Unke als Grundlage einer vergleichenden Morphologie der Wirbelthiere. Leipzig 1875.

der Unke einen umfangreichen Abschnitt der Bildung und Theilung des Eies gewidmet und aus seinen Beobachtungen Folgerungen gezogen, welche die schwierigsten Fragen der Biologie berühren und als Hypothesen von grösster Tragweite von ihm aufgestellt werden.

Die Beobachtungen GÖTTE's sind im Wesentlichen folgende:

Im ganz jungen Ovarium verschmelzen in den eben angelegten Follikeln mehrere Zellen und ebenso ihre Kerne untereinander und aus der Verschmelzung der entsprechenden Theile entsteht das Ei mit seinem Keimbläschen. In letzterem mehren sich beim Wachsthum die Keimflecke und legen sich dicht seiner Wand an. Im nahezu ausgewachsenen Ei erleidet das Keimbläschen eine Schrumpfung. Die hierbei austretende Flüssigkeit sammelt sich an einer Stelle der Oberfläche des Keimbläschens an, so dass letzteres in einen Hohlraum im Dotter zu liegen kommt. Später verschwindet diese Höhle, indem die in ihr enthaltene Flüssigkeit nach der pigmentirten Oberfläche des Eies durchbricht, und hier einen gelben Fleck hervorruft. Bald nach diesem Stadium tritt ein Zerfall des geschrumpften Keimbläschens ein, so dass von seiner Hülle und den Keimflecken nur noch Reste übrig bleiben. Auf einer noch älteren Entwicklungsstufe endlich ist der Zerfall noch weiter gediehen. An Stelle des Keimbläschens findet sich im Bereich der oberen Halbkugel nur noch eine feinkörnige Masse von sternförmiger Zeichnung vor. In diesem Zustand geräth das Ei, an dessen schwarzem Pol meist noch der gelbe Fleck sichtbar ist, in den Oviduct und wird bald darauf abgelegt.

Einige Zeit nach der Befruchtung erscheint im Ei ein rundes Gebilde von der Grösse des Keimbläschens, der sogenannte Dotterkern, der »histologisch nicht von der Umgebung zu unterscheiden« ist und nur dadurch »sichtbar wird, dass an seiner Grenze alle grösseren Dotterplättchen fehlen«, und durch feinkörnige Substanz ersetzt sind. Im Dotterkern, welcher als der Ausgangspunkt der ganzen Entwicklung betrachtet wird, macht sich dann weiterhin der Lebenskeim bemerkbar, eine durchscheinende, nicht begrenzte Masse von 30  $\mu$  Querdurchmesser, welche in einen Hof feinkörniger Dottersubstanz übergeht. Während der Dotterkern jetzt rasch verschwindet und zu Grunde geht, streckt sich der allein zurückbleibende Lebenskeim und theilt sich in zwei Hälften, die nach der Theilung bis zum Umfang des früheren Lebenskeims sich vergrössern. Zugleich beginnt die Halbirung des Dotters, welche durch eine zarte dunkle Linie angedeutet wird und durch die Verbindungslinie der



Lebenskeime senkrecht hindurchgeht. Bei den weiteren Dottertheilungen verändert sich der Inhalt der Lebenskeime, indem in ihrer scheinbar homogenen Keimsubstanz eine wechselnde Anzahl runder heller Körperchen von 3  $\mu$  Grösse — die Kernkeime — auftreten. Die feinkörnige Substanz in der Umgebung der Kernkeimmasse ist radiär gestreift. Auf noch späteren Theilungsstadien verschmelzen die Kernkeime und es gehen aus den Kernkeimhaufen wirkliche contourirte Zellkerne hervor.

Die Deutungen, die GÖTTE seinen Beobachtungen gegeben hat, und die daran geknüpften Folgerungen kann ich hier übergehen, da sie zumeist unbewiesenen Annahmen entsprungen sind, welchen die Beobachtungen gewissermassen nur als Folie dienen.

Ein wesentlicher Fortschritt in der Erkenntniss der Entwicklungsvorgänge im Amphibienei ist durch BAMBEKE<sup>1)</sup> herbeigeführt worden, welcher seine Untersuchungen in drei Schriften veröffentlicht hat, von denen die zwei zuletzt erschienenen die wichtigsten sind.

Am reifen, unbefruchteten Ei der Batrachier findet BAMBEKE vom Keimbläschen keine Spur mehr und nimmt an, dass es sich aufgelöst und zum Theil mit dem Dotter vermischt hat. Dagegen beschreibt er eine eigenthümliche Figur, welche er mit dem Schwund des Keimbläschens in Zusammenhang bringt und »figure claviforme« benennt. Dieselbe besteht aus feinkörnigem Dotter und schwarzem Pigment und bildet einen dunklen Streifen, der von der Mitte des pigmentirten Eipoles nach dem Centrum des Eies zieht und hier kugelförmig anschwillt. Am peripheren Ende der »figure claviforme« wird inmitten des Pigmentes ein heller, gelblicher Fleck wahrgenommen, der BAER'sche Keimpunct oder die fovea germinativa M. SCHULTZE's.

BAMBEKE deutet die centrale Anschwellung als den Ort, an welchem das Keimbläschen gelegen hat und den Pigmentstreifen als den Weg, auf welchem gewisse Theile des Keimbläschens an die Oberfläche gelangt sind. Auch glückte es ihm bei Axolotleiern

<sup>1)</sup> BAMBEKE: 1) Recherches sur le développement du Pélobate brun 1867. Mémoires in-4<sup>o</sup> de l'Académie royale de Belgique t. XXX. 1868.

2, Sur les trous vitellins que présentent les oeufs fécondés des Amphibiens. Bulletins de l'Académie royale des sciences etc. de Belgique. 2<sup>me</sup> série T. XXX. 1870.

3) Recherches sur l'embryologie des batraciens. Bulletin de l'Académie royale des sciences etc. de Belgique. 2<sup>me</sup> série T. LXI. 1876.

auf der Oberfläche des dunkeln Poles eine dünne ausgebreitete gelbliche Substanz zu beobachten, welche er als Rest des Keimbläschens deutet und den an andern Objecten beobachteten Richtungskörpern, namentlich aber dem sogenannten Schleierehen am Forellenkeim (OELLACHER) vergleicht.

Ganz neu sind die wichtigen Beobachtungen BAMBEKE's am befruchteten Ei der Amphibien. Wie derselbe bereits im Jahre 1870 entdeckt hat, ist nach der Befruchtung im Ei eine zweite Pigmentstrasse entstanden, welche von der Oberfläche nach dem Centrum vordringt und je nach der verflossenen Zeit bald kürzer bald länger ist. An ihrer Ursprungsstelle liegt an der Dotteroberfläche eine kleine Vertiefung, ein sogenanntes »trou vitellin«. An ihrer Spitze endet die Pigmentstrasse mit einem hellen 10—15  $\mu$  grossen Raum, von kernartiger Beschaffenheit, der von einem Pigmentring und einer radiären Anordnung der Dottertheilchen umgeben ist. Zuweilen ist noch ein kleines nucleolusartiges Gebilde im hellen Raum zu unterscheiden.

Schon in seinem 1870 erschienenen Aufsatz hat BAMBEKE diese Erscheinungen auf die Befruchtung und zwar auf das Eindringen eines Spermatozoon in den Dotter zurückgeführt. In der Neuzeit hat er diese Ansicht weiter ausgeführt und zugleich die bei den Amphibien und bei *Toxopneustes* beobachteten Vorgänge unter einander verglichen. Die terminale Erweiterung der Pigmentstrasse vergleicht er der von der Oberfläche einwandernden Radienfigur des Seeigeleies, das kleine in ersterer gelegene nucleolusartige Gebilde vergleicht er dem Spermakern. Er vermuthet von ihm, ohne sich mit Sicherheit über diesen Punkt auszusprechen, dass er bei den Amphibien sich späterhin mit dem umgebenden Protoplasma der terminalen Erweiterung vermischt. Aus letzterem lässt er den Kern der ersten Furchungskugel, den Lebenskeim GÖRTE's entstehen, welcher mithin von der Peripherie nach dem Centrum des Eies eingewandert ist. Ein Gebilde, welches dem Eikern am Seeigelei entspricht, konnte BAMBEKE nicht beobachten und glaubt, dass ein solches bei den Amphibien nicht vorhanden ist.

Bei der Darstellung meiner Beobachtungen werde ich die bei den Hirudineen befolgte Eintheilung einhalten und bespreche daher zunächst:

# 1. Das Eierstocksei und die Umwandlung desselben in das reife, befruchtungsfähige Ei.

Junge Entwicklungsstadien von Eiern kann man aus dem Ovarium des erwachsenen Frosches leicht zur Ansicht erhalten, wenn man ein Stückchen Eierstock in 1% Osmiumsäure 10 Minuten erhärtet, in Glycerin auswäscht und die undurchsichtigen Eier durch Zerzupfen entfernt. Es bleibt dann eine dünne, das Stroma des Ovarium bildende Bindegewebslamelle zurück, in welcher hie und da Gruppen junger, noch vollkommen durchsichtiger Eier anzu treffen sind. In Figur 4 (Tafel IV) ist ein solches Präparat dargestellt, in welchem fünf verschieden grosse Eier dicht gedrängt beisammen liegen. Wie man deutlich sehen kann, bilden dieselben das Ende eines schmalen Zellenstrangs, der aus zarten etwas körnigen Epithelzellen besteht. Es liegt hier offenbar dieselbe Bildung vor, welche WALDEYER<sup>1)</sup> in seiner bekannten Schrift Eierstock und Ei) beschrieben und mit Recht einem PFLÜGER'schen Schlauch verglichen hat. Ob der Strang Epithelzellen noch von einer Endothel-lage überzogen wird, wie dies WALDEYER bei Silberbehandlung feststellen konnte, liess sich an den Osmiumpräparaten nicht erkennen.

Die kleinen durchsichtigen Eier sind von einer Lage dünner, platter Follikelzellen eingehüllt, deren langgestreckte Kerne auf dem optischen Durchschnitt allein deutlich hervortreten. Die Keimbläschen besitzen schon einen ansehnlichen Durchmesser und enthalten einige grössere und mehrere kleinere Keimflecke. Von diesen erreicht zuweilen ein einzelner eine ganz besondere Grösse (Taf. IV, Fig. 10). Seine Oberfläche ist dann tief gelappt und mit grösseren und kleineren Höckern besetzt, so dass er ganz das Bild einer in Bewegung begriffenen Amöbe darbietet. Die Kernmembran ist deutlich doppelt contourirt und scheint von feinen Poren durchbohrt zu sein. Der Kernsaft ist von einem körnigen Fadennetz durchsetzt, in welchem die Nucleoli liegen.

An Eiern aus diesem Stadium sieht man in der Nähe des Keimbläschens einen runden, gelblichen, körnigen Körper (*g*), der sich vom umgebenden Dotter nicht scharf abgrenzen lässt. Es ist dies der sogenannte Dotterkern, der seit CARUS oft beschrieben worden ist und nicht mit GÖTTE's Dotterkern, welcher dem befruchteten Ei

<sup>1)</sup> WALDEYER. Eierstock und Ei. 1870. pag. 74.



angehört, verwechselt werden darf. Der runde, gelbliche Körper findet sich nicht bei allen Amphibien vor. In jungen Eiern von Bufo und Bombinator igneus konnte ihn GÖTTE<sup>1)</sup> nicht nachweisen. Diese Unbeständigkeit seines Vorkommens weist darauf hin, dass ihm keine grössere morphologische Bedeutung zuertheilt werden kann. Mir scheint er einzig und allein mit der Bildung der Dottersubstanz in Beziehung zu stehen und eine eigenthümliche locale Ansammlung von Nährstoffen darzustellen. Dasselbe gilt von den abweichend gestalteten und mit deutlicher Schichtung versehenen Dotterkernen, welche bekanntlich bei Spinnen, aber auch hier nur auf einzelne Arten beschränkt vorkommen. Ich finde daher auch die Bezeichnung Dotterkern, da sie leicht zu irrigen Vergleichen mit nucleusartigen Bildungen veranlassen kann, schlecht gewählt und schlage an Statt dessen den Namen *Dotterconcrement* vor.

Mit dem Wachsthum des Eies nimmt der Umfang des Keimbläschens rasch zu. Es lässt sich leicht isoliren, wenn man die Eihülle zerreisst und den Dotter in Jodserum ausfliessen lässt. Die Zahl der Keimflecke hat sich jetzt, wahrscheinlich durch Theilung der ursprünglich vorhandenen um ein Beträchtliches vermehrt und mag gegen Hundert betragen (Taf. IV, Fig. 1). Sie enthalten stets ein oder mehrere mit Flüssigkeit erfüllte Vacuolen. In den centralen Partien des Keimbläschens finden sie sich nur sehr vereinzelt vor, fast alle sind in sehr regelmässiger Weise an die Innenseite der Kernmembran angedrückt. Letztere besitzt eine ziemliche Resistenz, lässt sich aber durch Druck mit dem Deckgläschen zum Zerplatzen bringen, wobei der Kerninhalt ausfliesst. Eine Verschmelzung zwischen Kernmembran und Nucleolis findet nie Statt; beide sind stets durch eine deutliche Linie getrennt, und geht hieraus wie auch aus ihrem verschiedenen Aussehen und Verhalten gegen Reagentien klar hervor, dass beide von verschiedenen Stoffen gebildet werden. Ich kann daher die Ansicht VAN BENEDEN's<sup>2)</sup> nicht theilen, der sowohl in der Membran des fertigen Kerns als auch in den Nucleoli unveränderte Reste des jungen primitiven Kerns erblickt und beide ausschliesslich aus Kernsubstanz (*essence nucléaire*) be-

<sup>1)</sup> GÖTTE, loco cit. pag. 18.

<sup>2)</sup> VAN BENEDEN. Contributions à l'histoire de la vésicule germinative etc. Bulletins de l'Académie royale de Belgique 2<sup>me</sup> série, t. LXI. No. 1. 1876. (pag. 27 des Separatabdrucks).

stehen lässt. Wie früher<sup>1)</sup>, so halte ich auch jetzt noch die Kernmembran für ein Differenzirungsproduct und vergleiche sie den Membranbildungen, welche auf der Oberfläche des Protoplasma abgeschieden werden.

In den grossen Keimbläschen dieser Entwicklungsstufe ist das Fadennetz in sehr reichem Maasse ausgebildet (Taf. IV, Fig. 1). Von der Kernmembran aus dringen ziemlich breite Strassen von kleinen, in eine homogene durchscheinende Substanz eingebetteten Körnchen in den Binnenraum des Keimbläschens vor und hängen mit einander durch Verbindungsfäden zusammen, so dass ein dichtes und regelmässiges Netzwerk entsteht. Einzelne Körnchenstrassen zeichnen sich vor andern durch eine grössere Breite aus. Eine Körnchenströmung konnte ich in diesem Netzwerk nicht wahrnehmen, indessen ist wohl zu erwarten, dass im ganz frischen Zustand eine solche stattfindet.

Wie aus dieser Schilderung hervorgeht, bildet das herangewachsene Keimbläschen eine sehr weit differenzierte Kernform, indem es sich aus mehreren chemisch verschiedenen und in charakteristischer Weise angeordneten Theilen zusammensetzt. Was die Entstehung dieser Kernform und die Deutung seiner einzelnen Bestandtheile anbetrifft, so stimme ich vollkommen mit den Ansichten überein, zu welchen mein Bruder<sup>2)</sup> auf Grund vergleichender Betrachtungen in seinen Beiträgen zu einer einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen gelangt ist. Die Bedeutung des Fadennetzes, das ich für ein protoplasmatisches halte, erblicke ich gleichfalls darin, dass von ihm die Ernährung der Nucleoli, der wichtigsten und allein wesentlichen Bestandtheile des Kerns, vermittelt wird. Hiermit mag es auch wohl zusammenhängen, dass zur Zeit, in welche das Hauptwachsthum des Keimbläschens und die Vermehrung der Nucleoli fällt, diese letzteren an die Peripherie rücken und der Membran sich anlagern.

Beim Weiterwachsthum der Eizelle gelingt es nicht mehr das Keimbläschen in der früher angegebenen Weise zu isoliren, daher ist man, um seine Lage und Beschaffenheit zu untersuchen, auf Schnittpräparate angewiesen. Hierbei stellt es sich denn heraus, dass das Keimbläschen

---

<sup>1)</sup> OSCAR HERTWIG. Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Dieses Jahrb. Bd. I.

<sup>2)</sup> RICHARD HERTWIG. Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen. Dieses Jahrb. Bd. II.

seine Lage verändert hat und vom Centrum weiter nach der Oberfläche emporgerückt ist (Taf. IV, Fig. 6). Wie bekannt, unterscheidet man an allen Amphibieneiern einen pigmentirten oberen und einen pigmentlosen unteren Pol. Dem ersteren findet man schon zu Anfang des Winters, mehrere Monate vor der Reife, das Keimbläschen mehr oder weniger genähert. Hier liegt es, von einem Pigmentring umgeben, der mit der Pigmentansammlung am oberen Pol zusammenhängt. Die früher glatte Kernmembran zeigt jetzt eine wellenförmige Contour. In die Einbuchtungen ihrer Oberfläche dringen Vorsprünge der Dottersubstanz ein. Man kann hieraus schliessen, dass das Keimbläschen gegen früher an Umfang durch Austritt von Kernsaft verloren hat. Wahrscheinlich ist dies auch der Grund, dass sich dasselbe nicht mehr glatt aus dem Dotter herauspräpariren lässt.

An den in Alkohol erhärteten Präparaten ist ferner stets die obere Wand des Keimbläschens eingebuchtet und vom umgebenden Dotter zurückgezogen. Es entsteht hiedurch zwischen Dotter und Keimbläschen ein verschieden grosser Hohlraum (Taf. IV, Fig. 6 b). Derselbe ist schon vielfach beobachtet, von den einzelnen Forschern jedoch verschieden gedeutet worden. Während BAMBEKE in dem Hohlraum ein durch die Einwirkung des Alkohols hervorgerufenes Kunstproduct erblickt, lässt GÖRTE ihn durch eine normale Schrumpfung des Keimbläschens gebildet werden. Für seine Ansicht führt er die Befunde von frischen, in Jodserum präparirten Objecten an. An isolirten Keimbläschen von Eiern aller Grössen konnte GÖRTE eine fortschreitende Schrumpfung des Keimbläschens auf's unzweideutigste beobachten. Während dasselbe anfangs einen wellenförmigen Umriss zeigte, erschien es später mit stark vorspringenden Buckeln besetzt. Obwohl ich nun die gleiche Beobachtung, wie GÖRTE, gemacht habe und aus ihr ebenfalls auf eine eingetretene Schrumpfung schliesse, so kann ich doch den Flüssigkeitsraum nicht für eine im frischen Ei vorhandene Structur halten, sondern muss in diesem Punct die Ansicht BAMBEKE's theilen. Wenn man nämlich die Erhärtung der Eier in einem Gemisch von Wasser und Alkohol zu gleichen Theilen vornimmt und dasselbe allmählig verstärkt, so bildet sich der Hohlraum nicht aus, vielmehr schliesst die auch jetzt eingebuchtete Membran des Keimbläschens an den Dotter überall an.

Wie die äussere Form und Lage, so hat sich auch der Inhalt des Keimbläschens auf diesem Stadium verändert. Die ursprünglich der Kernmembran dicht angelagerten Keimflecke, deren Anzahl



noch zugenommen hat und sich auf einige Hundert belaufen mag, haben sich fast in ihrer Gesamtheit nach dem Centrum des Keimbläschens zurückgezogen. Auf dem Durchschnitt sieht man sie hier ziemlich dicht beisammen in einem Ring gelagert, der die körnige Grundsubstanz in einen centralen und einen peripheren Theil scheidet. Nach Aussen vom Ring trifft man nur einige wenige Keimflecke an.

Ein Fadennetz konnte ich an diesen Präparaten nicht mehr erkennen, und möchte dies auf Rechnung des Alkohols setzen, durch welchen eine mehr gleichmässige Gerinnung des gesammten Inhalts vom Keimbläschen herbeigeführt wird.

In diesem Zustand verharret das Ei während der Wintermonate. Weitere bemerkenswerthe Veränderungen treten uns erst im Anfang des Frühjahrs, im März entgegen.

Um diese Zeit ist das Keimbläschen nach dem schwarzen Pol höher hinaufgerückt. Die Einfaltungen seiner Membran haben zugenommen, so dass seine Oberfläche mit lauter buckelförmigen Aussackungen bedeckt ist (Taf. IV, Fig. 13). Die Keimflecke sind im Centrum vollständig zu einem kugelförmigen Haufen dicht zusammengedrückt, und nur einzelne finden sich sporadisch näher der Peripherie vor.

Auf einem letzten Stadium endlich, welches dem Uebertritt der Eier in die Bauchhöhle unmittelbar vorausgeht, liegt das Keimbläschen vollständig an der Oberfläche des schwarzen Pols (Taf. IV, Fig. 7). Bei *Rana temporaria* wird es hier noch von einer dünnen Pigmentlage überzogen und von der Dotterhaut getrennt, so dass es bei äusserlicher Betrachtung des Eies nicht sichtbar ist. Es hat seine kugelförmige Gestalt verloren und bildet eine flache gewölbte Scheibe. Auch der früher kugelförmige Haufen der Keimflecke hat sich zu einer flachen Lage ausgebreitet. Die Grundsubstanz des Keimbläschens enthält zahlreiche kleine starkglänzende dunkle Körnchen. Seine Membran ist stellenweise noch ganz deutlich zu erkennen.

Das Keimbläschen ist von einer breiten Pigmentzone umgeben, welche nach abwärts in einen kurzen schwarzen Pigmentstreifen verlängert ist. An seinem Ende schwillt derselbe kuglig an und birgt hier in seinem Innern eine helle pigmentfreie Stelle (*c*) von feinkörniger Dottersubstanz. Eine ähnliche Stelle findet sich da, wo der Pigmentstreifen unterhalb der Mitte des Keimbläschens mit einer trichterförmigen Erweiterung entspringt. An zahlreichen Präparaten kehrte die eben beschriebene Bildung, welche schon mit unbewaff-

netem Auge auf Durchschnitten durch das Ei leicht erkannt wird, mit grosser Constanz wieder. Anfangs glaubte ich daher ihr eine grössere Bedeutung beimessen zu müssen und vermuthete, dass Theile aus dem Inhalt des Keimbläschens in dem hellen Fleck enthalten wären. Bei zahlreichen Untersuchungen, unter Anwendung verschiedener färbender Reagentien hat sich indessen diese Ansicht nicht bestätigt. Es liessen sich keine kernartigen Gebilde nachweisen. Die helle von Pigment umschlossene Stelle scheint daher einzig und allein von feinkörniger Dottersubstanz herzurühren.

Die Bildung der soeben beschriebenen charakteristischen Figur scheint mir durch das vor der Reife rasch erfolgende Emporrücken des Keimbläschens veranlasst zu werden und ich denke sie mir in der Weise zu Stande gekommen, dass die Pigmentrinde, welche schon auf einem früheren Stadium das Keimbläschen einhüllt, bei seinem Aufwärtssteigen sich hinter ihm zusammenschliesst. Nach dieser Erklärung deutet der Pigmentstreifen den zuletzt vom Keimbläschen zurückgelegten Weg an.

Etwas anders gestalten sich die Verhältnisse bei *Rana esculenta*, von welcher mir Eier auf demselben Stadium zur Untersuchung vorlagen. Schon äusserlich sind dieselben unter den minder reifen Eiern des Ovarium dadurch zu erkennen, dass sie am schwarzen Pol einen gelben Fleck mit verwaschenen unregelmässigen Rändern besitzen. Wie Durchschnitte zeigen (Taf. V, Fig. 1), rührt dieser gelbe Fleck vom Keimbläschen her, welches wie bei *Rana temporaria* an die Oberfläche emporgestiegen ist und hier fast in seinem ganzen Bereich die im Ei des grünen Frosches sehr dünne Pigmentschicht durchbrochen hat. Der gelbe Inhalt des Keimbläschens tritt daher hier vollkommen zu Tage, während er in den stark pigmentirten Eiern von *Rana temporaria* stets noch von einer dünnen Pigmentschicht bedeckt bleibt.

Wenn das Ei im Ovarium seine Reife erreicht hat, löst es sich vom Stroma ab, geräth zunächst in die Bauchhöhle und wird von hier alsbald in die Eileiter übergeführt, in welchen es mehrere Tage verweilt und die Gallerthüllen erhält. Bei *Rana temporaria* konnte ich schon an Eiern, die ich aus der Bauchhöhle entnahm, vom Keimbläschen keine Spur mehr nachweisen. Es gelang mir trotz vielfältiger Bemühungen nicht, Zwischenstadien aufzufinden, welche diesen Befund mit den zuletzt beschriebenen Bildern hätten verknüpfen und Aufschluss geben können über die Art und Weise, in welcher der vollständige Untergang des Keimbläschens herbeigeführt wird. Wahrscheinlich

sind diese Stadien von sehr kurzer Dauer und gehen entweder unmittelbar vor der Ablösung der Eier oder gleich beim Eintritt in die Bauchhöhle vorüber. Es bleibt somit eine Lücke in meinen Beobachtungen, die mir um so unangenehmer ist, als es sich gerade hier um die wichtigsten Umbildungen handelt, über welche auch die früheren Forscher uns keine Mittheilungen gemacht haben.

Die der Bauchhöhle und dem Eileiter entnommenen Eier sind im Ganzen übereinstimmend beschaffen. Bei *Rana temporaria* ist am schwarzen Pol bei äusserlicher Betrachtung keine Veränderung eingetreten und die Continuität der Pigmentschicht ist an keiner Stelle gestört. An Durchschnitten, welche durch die Mitte des schwarzen und hellen Poles geführt sind, bemerkt man eine charakteristische Pigmentvertheilung, welche von BAMBEKE am genauesten von einer Anzahl Amphibieneier beschrieben und »figure claviforme« benannt worden ist (Taf. V, Fig. 2). Von dem oberen dunkeln Pol dringt bis in die Mitte des Eies und noch über dieselbe hinaus eine breite Pigmentstrasse, welche an ihrem Ende etwas verbreitert ist. Sie ist von der früher beschriebenen Pigmentfigur des Eierstockseies wahrscheinlich abzuleiten, unterscheidet sich aber von ihr durch ihre grössere Ausdehnung und das Fehlen der kleinen kugelförmigen unpigmentirten Stelle. In ihrem Bereich zeigt bei starker Vergrösserung das Pigment eine netzartige Anordnung. In demselben liegen hie und da einige kleine Flecke, die durch ihre Helligkeit vor der Umgebung sich auszeichnen, aber sonst nichts Erwähnenswerthes besitzen. Am oberen Ende der Pigmentstrasse an ihrem Uebergang in die Rindenschicht fällt eine hellere halbmondförmige Stelle, BAMBEKE's fovea generativa auf, in welcher das Pigment fast vollständig fehlt. Sie nimmt die Lage ein, in welcher zuletzt das Keimbläschen angetroffen wurde, enthält aber von diesem keine sichtbaren Reste mehr und besteht allein aus einer Ansammlung kleiner Dotterplättchen. Durch eine dünne Pigmentschicht wird sie von der Dotterhaut getrennt, so dass sie von Aussen nicht sichtbar ist. Weder hier noch im Bereich des schwarzen Poles, noch auch zwischen Dotter und Dotterhaut wollte es mir gelingen, ein Gebilde zu entdecken, welches ich als irgend einen Rest des Keimbläschens hätte deuten können.

Einen ähnlichen Befund lieferten mir die Eier aus dem Eileiter von *Rana esculenta*. Der heller gefärbte, unregelmässig contourirte Fleck am braunen Pol, welcher schon im Ovarium durch das Empor-rücken des Keimbläschens hervorgerufen war, bestand bei Betrachtung des Eies von der Oberfläche noch unverändert fort, dagegen



lehrten Durchschnitte, dass auch hier wie bei *Rana temporaria* das Keimbläschen spurlos verschwunden war. An seiner Stelle bemerkte man kleine Dotterplättchen und in der weiteren Umgebung in Streifen vertheiltes Pigment. Eine ähnliche Schilderung vom Eileiterci der *Rana esculenta* hat uns schon RUSCONI<sup>1)</sup> in seiner *Histoire naturelle de la Salamandre terrestre* 1854 gegeben

Beurtheilung der Beobachtungen. In welchem Zusammenhang stehen die verschiedenen Befunde, welche wir von Eiern aus dem Ovarium, aus der Bauchhöhle und aus den Eileitern erhalten haben? Welche Schlüsse können wir aus ihnen, namentlich in Hinsicht auf das Verschwinden des Keimbläschens ziehen?

Mit den älteren Forschern sowohl als auch mit GÖTTE und BAMBEKE stimme ich hier in meinen Ergebnissen insoweit überein, als sie insgesamt das Keimbläschen vor der Befruchtung sich auflösen und seinen Inhalt mit dem Dotter sich vermischen lassen. Eine Ausstossung des Keimbläschens, welche OELLACHER für das Forellenei beschrieben hat, findet bei den Amphibien nicht Statt. Wie alle früheren Beobachter, so habe auch ich am unbefruchteten Ei ausserhalb des Dotters keine Reste vom aufgelösten Keimbläschen nachweisen können.

Während ich hierin die früheren Angaben vollkommen bestätigen kann, so bin ich dagegen in Betreff des Ortes, wo das Keimbläschen sich auflöst, sowie in einigen anderen daran sich anschliessenden Puncten zu anderen Resultaten als GÖTTE und BAMBEKE gelangt.

Nach GÖTTE soll bei *Bombinator igneus* das Keimbläschen nicht bis zur Oberfläche emporrücken. Nur Flüssigkeit, welche aus seinem Innern austritt und zwischen ihm und dem Dotter sich ansammelt, soll nach dem dunkeln Pol zur Zeit der Reife durchbrechen, die Pigmentschicht daselbst zerreißen und die Bildung eines gelblichen unregelmässigen Flecks veranlassen. Das Keimbläschen aber soll an seiner alten Stelle zurückbleiben und zerfallen. BAMBEKE wiederum lässt die untere Erweiterung seiner *figure claviforme* dem Ort entsprechen, den das Keimbläschen vor seinem Verschwinden eingenommen hat. Diesen Deutungen gegenüber muss ich meine abweichenden Befunde entgegenstellen, nach welchen das Keimbläschen ganz bis zur Peripherie des schwarzen Poles emporsteigt (Taf. IV,

1) RUSCONI. *Histoire naturelle, développement et métamorphose de la Salamandre terrestre*. 1854. pag. 27—30.

Fig. 7. Taf. V, Fig. 1). Hierbei unterscheiden sich *Rana temporaria* und *esculenta* in einem ganz untergeordneten Punkte, indem bei ersterer das Keimbläschen noch von einer dünnen Pigmentlage überzogen wird, bei letzterer dagegen als gelber Fleck von Aussen wahrgenommen werden kann. Diese Verschiedenheit lässt sich wohl auf den grösseren und geringeren Pigmentreichthum zurückführen, welchen die Eier der beiden Batrachierarten aufweisen.

Den abweichenden Angaben von GÖTTE und BAMBEKE liegen vermuthlich Lücken in ihren Beobachtungsreihen zu Grunde. Auch kann ich abgesehen von den angeführten Befunden der Darstellung, welche GÖTTE von der Entstehung des gelben Flecks am schwarzen Pol gegeben hat, schon deswegen nicht beistimmen, da ich den Flüssigkeitsraum ausserhalb des Keimbläschens aus früher genannten Gründen für ein Kunstproduct halten muss. Es ist mir daher sehr wahrscheinlich, dass der gelbe Fleck wie bei *Rana esculenta*, durch die ganz oberflächliche Lage des Keimbläschens bedingt wird. Auch im Ei des *Bombinator igneus* ist nach GÖTTE's Angaben die Pigmententwicklung eine relativ geringe.

## 2. Die ersten Entwicklungsvorgänge in den befruchteten Eiern.

An den Eiern der Batrachier lässt sich die schon von älteren Forschern vielfach geübte künstliche Befruchtung leicht ausführen. Indem ich dieselbe vornahm, verschaffte ich mir zur Untersuchung eine Reihe von Präparaten, an welchen die Aufeinanderfolge der einzelnen Entwicklungsstadien fest bestimmt war. Eine Stunde nach der Befruchtung legte ich die ersten Eier und dann von viertel Stunde zu viertel Stunde deren weitere ein. Zur Erhärtung benutzte ich den gewöhnlichen Brennspiritus, da die gerade hier vielgebrauchte REMAK'sche Flüssigkeit mir keine günstigen Resultate lieferte. Mit einigen Schwierigkeiten ist bei dieser Erhärtungsweise nur die Ablösung der Gallerthülle verbunden, welche vor dem Anfertigen von Schnitten vorgenommen werden muss; doch lässt sich dieselbe, da der Dotter sich von der Dotterhaut etwas zurückgezogen hat, mit Rasirmesser und Nadeln ohne Verletzung des Eies bewerkstelligen. Von derartig gehärteten und aus ihrer Hülle herausgeschälten Eiern gelingt es, feine Schnitte zu erhalten, wenn man sie zuvor in eine bequeme schneidbare Masse eingebettet hat. Hier bediente ich mich einer schon früher von mir beschriebenen Methode, indem ich die

Objecte zwischen gut gehärtete Leberstückchen mit Gummiglycerin einschloss und in Brennspiritus einlegte, um den Gummi zur Gerinnung zu bringen. Dabei wurde dem Ei eine solche Lage gegeben, dass die Schnitte senkrecht zum schwarzen und hellen Pol fielen.

Wenn Sperma und Eier im Wasser gemischt werden, so dringen die Samenfäden in die aufquellende Gallerthülle ein. Man kann sie dann unter dem Mikroskop in schlängelnden Bewegungen durch die Gallerte hingeleiten und an die Dotterhaut sich festsetzen sehen. In diese bohren sie sich dann weiter mit ihren Köpfen ein, was an Schnittpräparaten durch befruchtete Eier leicht festzustellen ist. Ein Stückchen Dotterhaut, in welches eine Anzahl Spermatozoen verschieden weit eingedrungen ist, habe ich in Figur 14 auf Tafel IV abgebildet. Wie man aus der Figur ersieht, besitzt die Dotterhaut einen ziemlich beträchtlichen Durchmesser, sie zeigt eine feine, der Oberfläche parallele Streifung, die andeutet, dass die Membran aus einer Summe aufeinanderliegender Schichten oder Schalen zusammengesetzt ist. Einige Spermatozoen (*Sp*) haben nur die oberflächlichsten Schichten durchbohrt, so dass ein Theil des Schwanzes über die Oberfläche frei hervorragt, andere wieder sind vollkommen in die Membran eingebettet, wobei sie entweder senkrecht oder schräg zur Oberfläche lagern. Aus diesen Beobachtungen möchte ich nicht den Schluss ziehen, dass die Samenfäden überall durch die Dotterhaut zum Ei vordringen können, dass mithin für den Eintritt derselben eine besondere Mikropyle beim Froschei nicht erforderlich ist. Diesen Schluss möchte ich deswegen nicht ziehen, da es immerhin möglich ist, dass die innerste Schicht der Dotterhaut von einem dichteren Gefüge ist. Man könnte dies sogar daraus folgern, dass ich an der innern Fläche nie Samenfäden in der Weise wie Aussen hervorragen sah, was man doch erwarten sollte, wenn ein Eindringen hier stattfinden könnte.

Alle befruchteten Eier zeigen in übereinstimmender Weise am schwarzen Pol eine Veränderung, die schon bei Loupenvergrößerung und bei Betrachtung des Eies von der Oberfläche sichtbar ist. Das schwarze Feld, das bekanntlich bei der Entwicklung im Wasser stets nach oben gekehrt ist, erscheint in seiner Mitte etwas heller und gelblich gefärbt, als ob es mit einem dünnen Schleier unpigmentirter Substanz überzogen wäre. MAX SCHULTZE<sup>1)</sup> hat diese hellere Stelle

<sup>1)</sup> MAX SCHULTZE. Observationes nonnullae de ovorum ranarum segmentatione, Bonnae 1863.



in seiner Abhandlung über den Furchungsprocess der Froscheier zuerst deutlich abgebildet und *fovea germinativa* benannt. Seine Beschreibung lautet: *Fovea in formam infundibuli excavata saepe albidum praebet colorem et circulo albido circumdata est, et in ovis recentibus statim post partum fere omnibus et foecundatis et non foecundatis facile cognoscitur.*

Ueber die Beschaffenheit des gelben Flecks geben Schnittpräparate weiteren Aufschluss (Taf. V, Fig. 3—6a). Sie zeigen, dass dem schwarzen Pol eine feinkörnige Masse aufgelagert ist, welche in der Mitte desselben ihren grössten Durchmesser besitzt, und von da nach der Peripherie zu sich verdünnt. Ihre Oberfläche ist mit kleinen Höckern und Vorsprüngen besetzt. Eine membranöse Umhüllung fehlt und man kann leicht durch einen Wasserstrom lose anhaftende Körnchen wegspritzen. Die schleierförmig ausgebreitete Substanzlage gleicht nach ihrer Zusammensetzung in auffälliger Weise der körnigen Masse, in welche vor der Auflösung des Keimbläschens die Nucleoli eingebettet sind. Nur findet man hier zwischen den kleinen glänzenden Körnchen auch noch einige Dotterplättchen und feine Pigmentkügelchen vor. Unter dem so beschaffenen gelblichen Ueberzug des dunkeln Pols ist die Pigmentschicht des Dotters vollkommen unversehrt.

Diese Beobachtungen entsprechen vollständig dem schon erwähnten Befund, welchen BAMBEKE auf Schnittpräparaten von Axolotleiern erhalten und in seiner letzten Schrift abgebildet hat<sup>1)</sup>. An Batrachiereiern dagegen war dem belgischen Forscher der Nachweis dieser gelben Schicht nicht geglückt.

Der schleierförmige Ueberzug bleibt nach der Befruchtung längere Zeit erhalten, er findet sich auch an zweigetheilten Eiern noch vor, wo er auf beide Eihälften vertheilt ist (Taf. V, Fig. 6).

Von dieser äusserlich wahrnehmbaren Erscheinung wende ich mich zur Darstellung der Vorgänge, welche im Innern des Dotters sich abspielen und zur Bildung des ersten Furchungskernes führen.

An Eiern, die eine Stunde nach Vornahme der künstlichen Befruchtung abgetödtet wurden, fiel mir auf Durchschnitten durch die Mitte des schwarzen Pols ein früher nicht vorhandener kleiner pigmentirter Fortsatz auf, der von der Pigmentrinde ausgehend eine Strecke weit in die Dottermasse hinabreichte (Taf. V, Fig. 3). Seine

<sup>1)</sup> BAMBEKE. Recherches sur l'embryologie des Batraciens 1876. I. c. Taf. II, Fig. 4—6.

Ursprungsstelle befindet sich regelmässig seitlich von dem Centrum des dunkeln Feldes nahe dem Rande des gelben Ueberzugs. Sein Verlauf ist stets etwas schräg nach der Mitte des Eies zu gerichtet. Der Fortsatz ist an seinem centralen Ende kolbig verdickt und umschliesst hier einen hellen Fleck, um welchen die Pigmentkörnchen eine Anordnung in radiären Streifen wahrnehmen lassen (Taf. IV, Fig. 2). Der helle Fleck besteht aus einer feinkörnigen vom übrigen Dotter verschiedenen Substanz und birgt in seinem Innern noch ein kleines kernartiges Gebilde von  $9\mu$  Durchmesser. An dem Kernchen kann man eine Rindenschicht und einen flüssigen Inhalt und in diesem einige kleine glänzende Kügelchen unterscheiden. Rindenschicht und Kügelchen färben sich in Carmin.

Wie man an Eiern, die eine viertel und eine halbe Stunde später in Alkohol eingelegt wurden, beobachten kann (Taf. IV, Fig. 3), verlängert sich der eben beschriebene Pigmentfortsatz mehr und mehr und dringt tiefer in den Dotter ein. Hierbei vergrössert sich in seinem kolbigen Ende der Kern in ganz auffälliger Weise und erreicht eine Länge von  $32\mu$  und eine Breite von  $22\mu$ .

Auf diesem Entwicklungsstadium habe ich noch einen zweiten kleinen Kern einige Male im Ei auffinden können (Taf. V, Fig. 4). Derselbe liegt entweder auf dem gleichen Schnitt, wie der Kern am Ende der Pigmentstrasse, oder wenigstens auf einem der nächstfolgenden Schnitte. Stets gehört er einer andern Hälfte der Dotterkugel als der Pigmentfortsatz an und wird von der Spitze des letzteren durch einen schmalen Zwischenraum getrennt. Schon bei schwächerer Vergrösserung leuchtet er als ein kleiner, rundlicher, heller Fleck aus den umgebenden Dotterplättchen hervor. Bei Anwendung stärkerer Linsen (Taf. IV, Fig. 9) erkennt man einen bläschenförmigen Körper von  $22\mu$  Durchmesser und von derselben Beschaffenheit, welche wir an dem zuerst beobachteten Kern schon beschrieben haben. Auf dem vorliegenden Stadium, etwa  $1\frac{1}{2}$  Stunde nach der künstlichen Befruchtung, sind mithin zwei nahezu gleich grosse Kerne in der Dotterkugel vorhanden. Sie liegen nahe beisammen und lassen sich leicht von einander unterscheiden, indem der eine von einem strahligen Pigmentring umgeben ist und durch einen dunkelpigmentirten Streifen mit der Rindenschicht des Eies am oberen Pol zusammenhängt; der andere dagegen unmittelbar von Dotterplättchen eingeschlossen wird. Der letztere ist daher weit schwieriger zu beobachten und kann leicht übersehen werden.

In den nächsten 30 Minuten nach diesem Stadium tritt uns

wieder dieselbe Erscheinung entgegen, die in jüngster Zeit an den verschiedensten Objecten in ähnlicher Weise beobachtet worden ist. Der Zwischenraum zwischen den beiden Kernen verkleinert sich, bis beide dicht aneinander gerückt sind (Taf. V, Fig. 5 u. Taf. IV, Fig. 5). Der Pigmentstreifen hat sich dann noch tiefer in den Dotter eingesenkt. Die kolbenförmige Anschwellung an seinem Ende und der in ihr eingeschlossene pigmentfreie Raum hat sich vergrössert. Der letztere liegt jetzt in der Axe des Eies etwa im unteren Drittel der pigmentirten Halbkugel. Zwei grosse ovale Kerne füllen den hellen Raum fast vollständig aus. In ihrer Nachbarschaft bemerkt man oft kleinere und grössere Oeltropfen. An etwas älteren Präparaten haben die beiden Kerne an Volum noch zugenommen und schliesslich erreicht ein jeder die beträchtliche Grösse von 35  $\mu$  (Taf. IV, Fig. 11). Sie legen sich jetzt dicht aneinander und platten sich an ihren Berührungsflächen gegenseitig ab, dann verschmelzen sie und bilden den Kern der ersten Furchungskugel (Taf. IV, Fig. 12). Derselbe ist eine rundliche, 44  $\mu$  grosse Blase, welche zunächst von einer Schicht feinkörnigen Protoplasma und dann von einem dunkeln Pigmenthof begrenzt wird. Von diesem führt ein pigmentirter Streifen zu der Rindenschicht des dunkeln Pols. Nach 2 $\frac{1}{2}$  Stunde fand ich fast an allen Präparaten, die ich untersuchte, die Vereinigung der beiden Kerne vollzogen.

Die erste Reihe der Entwicklungsvorgänge, welche zur Bildung des Furchungskernes führt, ist hiermit abgeschlossen; die jetzt weiterhin eintretenden Erscheinungen leiten zur Theilung<sup>1)</sup> über, die von mir in ihren einzelnen Phasen nicht näher untersucht worden ist.

---

<sup>1)</sup> Vereinzelte Beobachtungen über den Theilungsvorgang mögen hier einen Platz finden, da sie zur Erklärung einiger Literaturangaben dienen können. — Während der spindelförmigen Metamorphose des Kerns bildet sich an seinen beiden Enden die strahlenartige Anordnung der Pigmentkörnchen mit voller Deutlichkeit aus. — Gleich nach der Theilung des Furchungskerns besitzt der Pigmenthof eine hantelförmige Gestalt (Taf. V, Fig. 6), die beiden Köpfe der Hantel werden durch einen langen Pigmentstreifen unter einander verbunden. In ihrem Innern befindet sich je eine helle aus feinkörniger Substanz bestehende Stelle. Dieselbe hängt mit der andern durch einen im Innern des Hantelstiels verlaufenden dünnen pigmentfreien Strang zusammen. In der feinkörnigen Substanz eines jeden Hantelkopfes ist ein Haufen von zahlreichen grösseren und kleineren Bläschen eingebettet (Taf. IV, Fig. 8 v), die dicht gedrängt beisammen liegen und sich gegenseitig abplatten. Die Bläschen, welche sich in Carmin stärker färben, besitzen vollkommen die Eigenschaften kleiner vacuolenartiger Kerne. Diese Bildungen sind in den Furchungskugeln der Batrachier- und Fischeier schon mehrfach beschrieben worden. GÖTTE hat sie als Kernkeime



**Beurtheilung der Beobachtungen.** Wir kommen nunmehr zu einer Deutung der dargestellten Befunde. Zwei Punkte verlangen hier eine besondere Beantwortung: erstens die Frage nach der Bedeutung der auf dem schwarzen Pol schleierförmig ausgebreiteten Substanz, und zweitens die Frage nach der Entstehung und Bedeutung der zwei kleinen im Dotter nach der Befruchtung aufgefundenen Kerne.

In der Beurtheilung der gelben Substanzlage stimme ich mit BAMBEKE überein und erblicke in ihr Reste des Keimbläschens, die nach ihrer Auflösung und Vertheilung im Dotter durch Contractionen des Protoplasma ausgepresst worden sind. Es sind Stoffe, die im Haushalt der Zelle keine weitere Verwendung finden. Bei dieser Deutung stütze ich mich namentlich auf die Uebereinstimmung zwischen der ausgepressten Masse und der eigenthümlich feinkörnigen Grundsubstanz, welche das in Umwandlung begriffene Keimbläschen zeigt. Die einzelnen Dotterplättchen und Pigmentkörnchen, welche ausserdem noch im Ueberzug bemerkt wurden, sind gleichzeitig bei der Ausstossung aus dem Ei mit entleert worden.

Die ausgetretene Masse des Keimbläschens hat man öfters schon

bezeichnet und ist der Ansicht, dass sich erst auf späteren Entwicklungsstadien aus ihnen wirkliche Kerne hervorbilden. Andere Forscher — so OELLACHER — betrachten jede Vacuole als ein besonderes Kernchen und sprechen daher von Kernhaufen. Wie schon BÜTSCHLI hervorgehoben hat (l. c. pag. 199) ist diese Deutung nicht haltbar. Das Bild zahlreicher Kerne entsteht vorübergehend bei jeder Kerntheilung zur Zeit, wo die Spindelhälften in die Tochterkerne übergehen. Es wird dadurch hervorgerufen, dass die Aufnahme von Kernsaft — die vacuolige Differenzirung des Kerns — gleichzeitig an verschiedenen Stellen in den einzelnen Körnchen der Verdichtungszone beginnt. Jeder scheinbare Kernhaufen entspricht daher einem einzigen Tochterkern — die Vorgänge, welche während der Theilung im Dotter wahrzunehmen sind, sprechen sehr dafür, dass die Theilung durch Contractionen des Protoplasma herbeigeführt wird und dass hierbei hauptsächlich die oberflächlichen Schichten betheiligt sind. An Durchschnitten durch Froscheier, an deren schwarzem Pol der Faltenkranz gebildet ist, sieht man eine feine Pigmentlinie, welche von der Einschnüpfungsfurche beginnt und je nach dem Stand der Theilung verschieden weit in die helle Dotterkugel hinabreicht (Taf. V, Fig. 6). Sie dringt durch die Mitte des Hantelstiels in leicht geschlängeltem Verlauf, so dass an dieser Stelle im Dotter ein Pigmentkreuz entsteht. Aus diesem Befund geht hervor, dass am oberen Pol vom Faltenkranz aus eine dünne Lamelle in das Innere des Eies sich hinabsenkt und den Dotter in eine rechte und linke Hälfte theilt. Mit den Anschauungen, welche STRASBURGER\*) in seinem Buch »über Zellbildung« entwickelt hat, scheint mir dieser Befund sich nicht vereinbaren zu lassen, da das Pigment nur von der Peripherie des Eies eingedrungen sein kann.

\*) STRASBURGER. Ueber Zellbildung und Zelltheilung pag. 249—251.

mit den Richtungskörpern verglichen, wie sie namentlich bei Molusken und Hirudineen in weiter Verbreitung beobachtet werden. Wie sehr hier jedweder Vergleichungspunct fehlt, das ergibt sich leicht, wenn man die Entstehung der eigentlichen Richtungskörper, wie wir sie bei den Hirudineen kennen gelernt haben, und die Entstehung der fälschlich sogenannten Richtungskörper der Amphibien vergleicht. Die ersteren bilden sich durch Zelltheilung, es findet hierbei eine spindelförmige Differenzirung des Kernes und eine Abschnürung von Protoplasma statt; von Alledem ist bei letzteren nichts wahrzunehmen.

Mit den Amphibien werden wahrscheinlich die Knochenfische übereinstimmen, wie ich aus der ähnlichen Beschaffenheit ihrer Keimbläschen glaube schliessen zu dürfen. Da man nun auch hier<sup>1)</sup> den Schwund des Keimbläschens mit der Ausstossung der Richtungskörper in Beziehung gebracht hat, so werden neue Untersuchungen sehr erwünscht.

Eine sich hier anreihende Frage, ob die Ausstossung der gelblichen Substanzlage eine Folgeerscheinung der Befruchtung ist, oder auch unabhängig von derselben erfolgen kann, muss ich unbeantwortet lassen. Die Angabe MAX SCHULTZE'S »fovea in ovis recentibus statim post partum fere omnibus et foecundatis et non foecundatis facile cognoscitur« spricht für letzteres und hiernach scheinen schon durch die Einwirkung des in die Eihüllen eindringenden Wassers im Dotter Contractionen hervorgerufen zu werden, welche die Ausstossung veranlassen. Jedenfalls ist das Schleierchen, wie BAMBEKE beim Axolotl in übereinstimmender Weise beobachtet hat, in den Eiern des Eileiters noch nicht vorhanden.

In der Deutung der Erscheinungen, welche nach der Befruchtung im Innern des Dotters sich abspielen, ist die Frage nach der Herkunft der zwei sich copulirenden Kerne von ganz besonderem Interesse.

Hinsichtlich des am Ende der Pigmentstrasse beobachteten Kernes kann ich mich zum Theil der Ansicht BAMBEKE's anschliessen. Derselbe hält es für sehr wahrscheinlich, dass der neue Kern von dem Eindringen eines Spermatozoon herrührt, welches als Spur seines Weges das trou vitellin und die Pigmentstrasse zurücklässt. Für diese Deutung spricht namentlich ein Vergleich,

<sup>1)</sup> OELLACHER Beiträge zur Geschichte des Keimbläschens im Wirbelthierei. Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. VIII.

welcher sich zwischen den Erscheinungen am Ei des *Toxopneustes* und der *Batrachier* ziehen lässt. Die terminale Erweiterung am Ende des Pigmentstreifens entspricht dann der Radienfigur, welche 5—10 Minuten nach der Befruchtung im Seeigeelei an der Oberfläche auftaucht. Die kleine Kernvacuole in ihrem Centrum ist der kleine Körper, welchen ich als *Spermakern* bezeichnet habe. Wie dort, erscheint diese Bildung regelmässig eine bestimmte Zeit nach Vor-  
nahme der künstlichen Befruchtung.

Da aus diesen übereinstimmenden Merkmalen unzweifelhaft die Homologie der verglichenen Theile sich ergibt, so bringe ich auch für die bei den *Batrachiern* beobachteten Erscheinungen dieselbe Erklärung wie bei *Toxopneustes* in Anwendung. Wie dort, nehme ich hier an, dass nach der Befruchtung am schwarzen Pol ein Spermatozoon in den Dotter eindringt und dass aus dem Körper desselben ein kleiner Kern sich bildet (Taf. IV, Fig. 2). Aus einer Anziehung, welche derselbe auf das homogene Protoplasma ausübt, erklärt sich die Radienfigur. Es sammelt sich nämlich das Protoplasma in der unmittelbaren Nähe des Kernes am dichtesten an und strahlt von hier in die weitere Umgebung in Radien aus. Die Dotterplättchen aber und die Pigmentkörnchen als die passiv bewegten Theile werden aus der Nachbarschaft des Kernes verdrängt. Sie bilden daher um den homogenen Protoplasmahof eine schmale Zone und nehmen, da sie die Interstitien zwischen den ausstrahlenden Protoplasmafäden ausfüllen, gleichfalls eine radiäre Anordnung an.

Characteristisch für das Froschei ist der Pigmentstreifen, welchen der Spermakern bei seinem Vorrücken in den Dotter hinter sich zurücklässt. Seine Entstehung erklärt sich leicht in der Weise, dass von der pigmentirten Rindenschicht ein vom Kern angezogener Theil sich abschnürt und mit nach dem Centrum wandert. Hierbei lösen sich Pigmentkörnchen von Stelle zu Stelle ab und lassen so noch später die Strasse erkennen, auf welcher die Einwanderung des Spermakerns erfolgt ist.

In einem Punkte muss ich den Ausführungen BAMBEKE's entgegen-  
treten. Derselbe gibt an, dass der Spermakern später verschwinde und glaubt daher, dass er sich mit dem umgebenden Protoplasma vermische<sup>1</sup>. Von diesem lässt er dann weiterhin den Furchungskern gebildet werden. Im Gegensatz zu dieser Angabe habe

<sup>1</sup>) BAMBEKE. Recherches sur l'embryologie des batraciens. Extrait des bulletins etc. pag. 40.



ich ein stetig zunehmendes Wachsthum des Spermakerns von viertel Stunde zu viertel Stunde beobachten können. Anstatt sich aufzulösen, erscheint derselbe immer deutlicher als scharf contourirte Vacuole.

An den untersuchten Eiern habe ich stets nur eine Pigmentstrasse angetroffen und schliesse hieraus, dass unter normalen Verhältnissen auch überhaupt nur ein Spermatozoon in den Dotter hineingelangt. Zu dem gleichen Resultate ist BAMBEKE in seiner Untersuchung bei den Batrachiern gelangt, bei den Urodelen dagegen beobachtete er zahlreiche Vertiefungen auf der Oberfläche des Eies und mehrere Pigmentstreifen, welche er auf ein Eindringen einer grösseren Anzahl von Spermatozoen zurückführt. Sollten hier nicht vielleicht Pigmentstreifen vorliegen, die nicht zu den Befruchtungserscheinungen gehören? Jedenfalls bedarf dieser Punct bei der Wichtigkeit der Frage noch einer weiteren Untersuchung.

Der zweite Kern, welchen ich im Ei von *Rana temporaria* mit Regelmässigkeit, wenn auch erst auf einem etwas späteren Stadium entdeckt habe (Taf. V, Fig. 4), ist den neuesten Beobachtern wie GÖRTE und BAMBEKE entgangen. Dass derselbe einen andern Ursprung als der Spermakern besitzt, kann man, glaube ich, daraus schliessen, dass er weder von einem Pigmenthof umgeben, noch durch eine Pigmentstrasse mit der Eiperipherie verbunden ist. Da er nun gleichfalls zur Bildung des Furchungskerns beiträgt, so kann er nur dem Bestandtheil entsprechen, welchen ich bei *Toxopneustes* und den Hirudineen als Eikern bezeichnet habe.

Es lässt sich hier die Frage aufwerfen, ob dieser Kern im Froschei nicht schon früher vorhanden gewesen oder ob er erst  $1\frac{1}{2}$  Stunde nach der künstlichen Befruchtung, wo ich ihn zuerst wahrgenommen habe, entstanden ist. Für die erste Annahme lässt sich namentlich geltend machen, dass der entsprechende Eikern bei *Toxopneustes* und den Hirudineen schon im unbefruchteten Ei sich vorfindet. Gegen dieses Argument kann das negative Ergebniss meiner Untersuchung nicht in die Wagschale fallen. Denn ein Körper von so kleinen Dimensionen wie der Eikern kann zwischen der Masse der Dotterplättchen auf Schnitten leicht übersehen werden; auch lässt sich hier, da wir ein Wachsthum des Kerns bis zu seiner Verschmelzung mit dem Spermakern beobachtet haben, die Möglichkeit nicht abweisen, dass der Kern auf früheren Stadien eine noch geringere Grösse, dagegen eine bedeutendere Dichtigkeit besessen habe. Diese Momente sind für meine Deutung massgebend.

Da in zwei leicht zu beobachtenden Fällen, bei *Toxopneustes* und den *Hirudineen*, ein kernloser Zustand nicht eintritt, so nehme ich ein Gleiches auch für die schwer zu untersuchenden *Amphibieneier* an, und halte ich es für sehr wahrscheinlich, dass der auf einem späteren Stadium nachgewiesene kleine Kern vielleicht von noch geringerem Umfang schon gleich nach der Auflösung des Keimbläschens im Ei vorhanden ist.

Bei *Toxopneustes* sowohl als auch den *Hirudineen* konnte ich ferner den Eikern von der Kernsubstanz (Keimfleck) des Keimbläschens ableiten. Wenn wir eine ähnliche Genese für die *Batrachier* voraussetzen und von diesem Gesichtspunct aus die Beschaffenheit ihres Keimbläschens und ihres Eikerns vergleichen, dann muss vor allen Dingen zugegeben werden, dass eigenthümliche und eigenartige Verhältnisse bei den Amphibien vorliegen. Bei der geringen Grösse des Eikerns kann dieser nicht der gesamten im Keimbläschen enthaltenen, sehr ansehnlichen Masse von Kernsubstanz, sondern nur einem sehr geringen Theil derselben, etwa einem einzelnen Nucleolus entsprechen. In diesem Umstand kann ich jedoch kein Hinderniss für die von mir vorausgesetzte Genese des Eikerns erblicken. Die Schwierigkeit der Erklärung liegt hier nicht darin, warum ein so geringer Bruchtheil der Kernsubstanz in den Eikern übergeht, sondern darin, dass wir nicht anzugeben wissen, welche Bedeutung den multinucleolären Keimbläschen im Vergleich zu den uninucleolären zukommt. Gegen die Hypothese BÜTSCHLI's<sup>1)</sup>, dass in den Eiern der Fische und Amphibien der Zerfall der Keimflecke sehr gut als ein Vorläufer ihres schliesslichen Untergangs zu betrachten sei, lässt sich wohl mit Recht der Umstand geltend machen, dass der multinucleoläre Zustand schon in ganz jungen Eiern ein oder mehrere Jahre vor ihrer Reife sich entwickelt.

---

## Allgemeiner Theil.

Die im speciellen Theil dargestellten Untersuchungen über die Entwicklungsvorgänge im Ei der *Hirudineen* und *Amphibien* vor und nach der Befruchtung behandeln ein Thema, über welches in dem

---

<sup>1)</sup> BÜTSCHLI, l. c. pag. 223.

letzterverflossenen Jahre zahlreiche Schriften erschienen sind. FOL<sup>1)</sup>, VAN BENEDEN<sup>2)</sup>, BAMBEKE<sup>3)</sup>, GREEFF<sup>4)</sup>, STRASBURGER<sup>5)</sup> und BÜTSHLI<sup>6)</sup>, sind auf diesem Felde thätig gewesen und namentlich die beiden letztgenannten Forscher haben uns ein sehr umfassendes Beobachtungsmaterial mitgetheilt. Nur wenig Thierklassen gibt es, welche hierbei nicht Objecte zur Untersuchung geliefert haben. Dank diesen ausgedehnten Forschungen sind wir denn auch in einer verhältnissmässig kurzen Zeit mit einer Fülle neuer Erscheinungen bekannt geworden und haben sich nach den verschiedensten Richtungen unsere Erfahrungen und Kenntnisse erweitert. Wenn wir indessen nach den allgemeinen Resultaten fragen, dann werden wir finden, dass trotz der zahlreichen und mit Sorgfalt ausgeführten Arbeiten eine Uebereinstimmung über die wichtigsten Vorgänge in der Entwicklung des Eies noch keineswegs erzielt worden ist. Im Gegentheil, gerade jetzt, wo die einzelnen Forscher die oft schwer zu beobachtenden Veränderungen Schritt für Schritt zu verfolgen und zu deuten versucht haben, sind gleichzeitig mehr verschiedenartige Ansichten als zuvor aufgestellt worden, Ansichten, die sich zum Theil schroff gegenüberstehen und eine Vereinbarung nicht zuzulassen scheinen. Es wird daher augenblicklich dieses Forschungsgebiet auf alle, die sich nicht specieller mit diesen Untersuchungen beschäftigt haben, einen verwirrenden Eindruck machen. Denn viele Fragen sind hier angeregt, keine einzige aber so vollständig und allseitig beantwortet worden, dass kein Zweifel gegen sie erhoben werden könnte.

1) FOL. *Études sur le développement des Mollusques.* Paris. 1875.

2) VAN BENEDEN. 1) La maturation de l'oeuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire des mammifères etc. *Bulletins de l'Académie royale de Belgique 2<sup>me</sup> sér. t. XL.* 1875. Im Folgenden citirt als Mammifères nach dem Separatabdruck.

2) Contributions à l'histoire de la vésicule germinative et du premier noyau embryonnaire; *Bulletins de l'Académie royale de Belgique. 2<sup>me</sup> série t. LXI.* 1876. Im Folgenden citirt als Astérocathion nach dem Separatabdruck.

3) BAMBEKE. *Recherches sur l'embryologie des Batraciens.* Bulletin de l'Académie royale de Belgique 2<sup>me</sup> série t. LXI. 1876.

4) GREEFF. *Sitzungsberichte der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturwissenschaften zu Marburg.* 1876 Nr. 1 u. 5.

5) STRASBURGER. *Ueber Zellbildung und Zelltheilung.* 2. Aufl. Jena 1876.

6) BÜTSHLI. 1) Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien. *Abhandl. der SENKENB. naturf. Gesellschaft.* Bd. X. 1876.

2) Zwei vorläufige Mittheilungen in *Zeitschr. f. wissensch. Zoologie* Bd. XXV. pag. 201—213 u. pag. 426—441.



Die Ursachen für diese so auffällige Erscheinung sind nicht so schwierig aufzufinden. Zum Theil nämlich hängen offenbar die abweichenden Beobachtungsergebnisse der einzelnen Forscher von der Verschiedenheit der angewandten Untersuchungsmethode, der grösseren oder geringeren Vollständigkeit ihrer Beobachtungsreihen, der günstigeren oder ungünstigeren Beschaffenheit ihres Untersuchungsobjectes ab; zum Theil aber sind sie auch dadurch bedingt, dass neben den fundamentalen Vorgängen gleichzeitig Veränderungen einherlaufen, die nur auf einzelne Thierabtheilungen beschränkt und daher secundärer Natur sind. Indem man solchen Veränderungen aber eine grössere Bedeutung und eine allgemeine Verbreitung zugeschrieben hat, ist man vielfach zu unhaltbaren Vergleichen und Deutungen geführt worden.

Unter diesen Umständen halte ich es für besonders geboten, dass das Verhältniss, in welchem die Untersuchung eines jeden Einzelnen zu den Ergebnissen anderer Forscher steht, genau festgestellt wird. Denn nur so ist es möglich einen Ueberblick über die Punkte zu gewinnen, in welchen übereinstimmende Ergebnisse erzielt worden sind, und auf der anderen Seite die strittigen Fragen genau zu formuliren, welche zu ihrer Lösung noch weitere Beobachtungen verlangen. Dies bestimmt mich, jetzt noch in einem besonderen Abschnitt auf die neuesten Arbeiten, welche über die ersten Entwicklungsvorgänge im Ei erschienen sind, näher einzugehen. Namentlich verlangen hier eine nähere Berücksichtigung die Untersuchungen von VAN BENEDEN, BÜTSCHLI und STRASBURGER, welche auf ein umfangreicheres Beobachtungsmaterial gestützt ihren Ergebnissen eine grössere Tragweite gegeben und vielfach Ansichten ausgesprochen haben, mit welchen meine früheren und meine jetzigen Beobachtungen sich nicht vereinigen lassen. Bei Besprechung dieser Arbeiten werde ich zugleich Gelegenheit nehmen, Einwürfe zu beantworten, welche VAN BENEDEN, BÜTSCHLI und STRASBURGER gegen meine Darstellung und Deutung der Vorgänge im Ei des *Toxopneustes* in verschiedener Weise erhoben haben.

Zur grösseren Uebersicht werde ich, wie im speciellen Theil, auch hier die Untersuchungen über die Entwicklungsvorgänge im unbefruchteten und befruchteten Ei getrennt behandeln.

## I. Abschnitt.

Ueber die Veränderungen des Keimbläschens bei der Reife des Eies hat VAN BENEDEN in den belgischen Academieberichten zwei Schriften veröffentlicht. Die erste derselben, eine vorläufige Mittheilung über die ersten Entwicklungsvorgänge im Säugethiere, erschien im Decemberheft. Schon einen Monat darauf folgte ihr die zweite Schrift, deren Publication offenbar durch meine Arbeit über *Toxopneustes* veranlasst worden war. Unter dem Titel: Beitrag zur Geschichte des Keimbläschens und des ersten Embryonalkerns enthält dieselbe theils Beobachtungen, welche VAN BENEDEN bereits vor einigen Jahren gleichfalls an den Eiern eines Echinodermen, des *Asteracanthion rubens* angestellt hatte, theils enthält sie Einwürfe gegen meine Deutung, nach welcher zwischen dem Keimbläschen und dem Eikern ein genetischer Zusammenhang besteht.

Nach VAN BENEDEN geht sowohl bei Säugethieren als bei *Asteracanthion* das Keimbläschen in allen seinen Theilen als morphologisches Gebilde im Ei zu Grunde. Bei den Säugethieren liegt es zur Zeit der Reife als biconvexe Linse an der Oberfläche des Eies und erleidet in seinem Inhalt eine Reihe von Veränderungen, welche zur Bildung zweier Körper, des *corps nucléoplasmique* und des *corps nucléolaire* führen. Von diesen entsteht der *corps nucléoplasmique*, indem das Nucleoplasma, das Fadennetz des Keimbläschens und die Pseudonucleoli zu einem mehr oder weniger umschriebenen Haufen granulirter Substanz verschmelzen. Der *corps nucléolaire* dagegen ist der etwas modificirte Keimfleck, der oft ellipsen-, manchmal linsen- oder calottenförmig gestaltet ist. Bei den Säugethieren fällt nun, wie VAN BENEDEN weiter mittheilt, das Verschwinden des Keimbläschens und die Ausstossung der Richtungskörper zeitlich zusammen und verläuft in der Weise, dass der flüssige Inhalt des Keimbläschens mit dem Protoplasma sich mischt, der *corps nucléolaire* und der *corps nucléoplasmique* dagegen die zwei Richtungskörper bilden. Die beiden letzteren besitzen daher auch weder dieselbe Zusammensetzung noch dieselbe Bedeutung. Der eine färbt sich in Picrocarmin roth, der andere nimmt keine Färbung an.

Bei *Asteracanthion* konnte VAN BENEDEN die Veränderungen des Keimbläschens am abgelegten Ei im Zusammenhang verfolgen. Er sah, wie zuerst der Keimfleck an seiner Oberfläche eine höckrige Beschaffenheit annimmt und dann in einzelne verschieden grosse Fragmente zerfällt, die sich endlich vollkommen im Kernsaft auf-

lösen. Er konnte dann weiter beobachten, wie das homogen gewordene Keimbläschen sich zunächst in einen klaren unregelmässig begrenzten Fleck umwandelt, und wie dieser dann mehr und mehr an Grösse abnimmt und schliesslich vollkommen verschwindet. Erst einige Zeit nach der Vermischung des Keimbläscheninhaltes mit dem Dotter sah VAN BENEDEN Richtungskörper bei Asteracanthion entstehen, ohne dass er genauer hätte erkennen können, wie sie sich bilden.

Aus den beiden Beobachtungsreihen geht hervor, dass in der Art und Weise, wie das Keimbläschen sich rückbildet, erhebliche Verschiedenheiten zwischen den Säugethieren und Asteracanthion vorhanden sind. Während bei ersteren der *corps nucléolaire* und der *corps nucléoplasmique* ausgestossen werden und die Richtungskörper bilden, findet bei Asteracanthion eine vollständige Auflösung des Keimbläschens in allen seinen Theilen statt und erst dann treten die Richtungskörper in nicht näher bekannter Weise auf. Zur Erklärung dieser Verschiedenheiten hat VAN BENEDEN die Hypothese aufgestellt, dass bei einigen Thieren zur Reifezeit des Eies gewisse Bestandtheile des Keimbläschens auf directem Wege ausgestossen würden, bei anderen aber erst nach einer vorausgegangenen Auflösung im Dotter.

Auf diese Ergebnisse gestützt und von dem zweifellos richtigen Standpunct ausgehend, dass in fundamentalen Vorgängen eine Uebereinstimmung zwischen den verschiedenen Thierklassen herrschen muss, sucht VAN BENEDEN meine ganz entgegengesetzte Auffassung zu bekämpfen, indem er einmal meine Deutungen in Frage stellt, weiterhin aber auch den Werth meiner Beobachtungen mit dem Maassstab der von ihm an anderen Objecten gemachten Wahrnehmungen bemisst.

Meine Deutungen sucht VAN BENEDEN in Frage zu stellen, indem er sich gegen die Argumente wendet, welche ich zu Gunsten der Ableitung des Eikerns vom persistirenden Keimfleck vorgebracht habe. Zum Theil laufen hier seine Einwürfe darauf hinaus, dass ich den Uebergang des einen Gebildes in das andere nicht direct beobachtet sondern nur erschlossen habe, dies ist ein Punct, der von mir selbst schon in meiner Abhandlung scharf betont worden ist. Weiterhin glaubt aber auch VAN BENEDEN einigen Veränderungen, die ich vom Keimbläschen beschrieben und abgebildet habe, eine wesentlich andere Deutung geben zu müssen. Im Hinblick auf meine Figuren 3—6



(Taf. X) ist er überzeugt<sup>1)</sup>, dass der Keimfleck auch beim Seeigel einen Zerfall in Theilstücke erleidet und glaubt, dass die von mir im Keimbläschen abgebildeten granulirten Körper nichts anderes als vergrösserte Fragmente der Nucleolarsubstanz sind, wobei er bemerkt, dass ich in Betreff jener Granula gar keine Angaben gemacht habe.

Diese Umdeutung meiner Abbildungen steht mit meinen Beobachtungen in Widerspruch und würde von VAN BENEDEN nicht versucht worden sein, wenn er nicht die von mir gemachten Angaben<sup>2)</sup> übersehen hätte. Hier heisst es von dem an der Oberfläche des Dotters gelegenen und in regressiver Metamorphose begriffenen Keimbläschen: »Sein Inhalt besteht aus einem dünnflüssigen Saft, in welchen ausser feinen punctförmigen Körnchen eine Anzahl kleiner, unregelmässig gestalteter Körper eingebettet sind. Letztere können im frischen Zustande leicht mit Keimflecken verwechselt werden, unterscheiden sich aber von ihnen schon dadurch, dass sie sich in Carmin gar nicht imbibiren, mithin auch nicht aus Kernsubstanz gebildet sind; in einigen Fällen fand ich ausserdem noch in dem linsenförmigen Körper (dem Keimbläschen) ein rundes Gebilde von der Beschaffenheit und Grösse des Keimflecks. Dasselbe lag unmittelbar der Dotteroberfläche an und färbte sich in Carmin dunkelroth. In andern Objecten, wo dieser Keimfleck fehlte, enthielt der Dotter stets schon den bleibenden Eikern. Derselbe lag in der Regel in der Nähe der Eioberfläche eingesenkten hellen Körpers. In allen von mir untersuchten in der Umwandlung begriffenen Eiern schlossen sich der Keimfleck und der Eikern in ihrem Vorkommen gegenseitig aus. War der Keimfleck im linsenförmigen Körper bemerkbar, dann vermisste man den Eikern und umgekehrt. Dagegen fehlten beide nie gleichzeitig in irgend einem Ei«.

Aus diesen bestimmt gefassten Angaben widerlegt sich von selbst die von VAN BENEDEN versuchte Umdeutung, nach welcher der Keimfleck in Granula zerfallen soll. Denn erstens findet sich in mehreren Fällen neben den granulirten Körpern im Keimbläschen auch noch der Keimfleck vor, und zwar wohl erhalten und in gewöhnlicher Grösse, zweitens aber besitzen die fraglichen Körperchen gar nicht die Eigenschaften von Theilstücken des Nucleolus, da sie in Carmin keine Spur von Färbung annehmen. Ich habe dieselben daher auch an

<sup>1)</sup> VAN BENEDEN. (*Asteracanthion*.) pag. 36.

<sup>2)</sup> OSCAR HERTWIG. (*Toxopneustes*.) pag. 9.

einer späteren Stelle für ein Zerfallsproduct der Grundsubstanz des Keimbläschens erklärt<sup>1)</sup>.

In seiner Polemik beschränkt sich aber VAN BENEDEN nicht blos darauf, eine andere Deutung meiner Beobachtungen zu versuchen, sondern er hat auch gegen die Genauigkeit und Vollständigkeit derselben Zweifel erhoben<sup>2)</sup>. »J'ai été fort étonné,« bemerkt derselbe auf pag. 11 unter Nr. 3 seiner Einwürfe, »après avoir lu le travail de HERTWIG, de n'y avoir trouvé aucune mention des corps directeurs, qui ont été constatés chez beaucoup d'Echinodermes, et qui ne peuvent manquer de se trouver également chez le toxopneustes. Il eût été fort intéressant de savoir comment se forment ces éléments chez cet Échinoderme. D'après mes observations l'un des corps n'est autre chose, chez le lapin, que la tache germinative rejetée dans le liquide périvitellin après sa fusion préalable avec la membrane de la vésicule germinative«.

VAN BENEDEN wirft mir also vor, die Richtungskörper bei Toxopneustes übersehen zu haben, von dem Gesichtspunct geleitet, dass Theile, welche bei Asteracanthion vorhanden sind, bei anderen Echinodermen nicht fehlen könnten. Zu dieser Folgerung würde er ein Recht gehabt haben, wenn aus der Literatur hervorginge, dass die Verbreitung der Richtungskörper eine allgemeine ist, oder wenn er den Beweis führen könnte, dass ihre Bildung einen fundamentalen Vorgang in der Entwicklung des Eies darstellt. Beides trifft aber für die Richtungskörper nicht zu; einerseits fehlen dieselben in grösseren Thierklassen sowohl als auch in einzelnen kleinern Abtheilungen, andererseits ist ihre Beschaffenheit und ihre Bedeutung zur Zeit nichts weniger als aufgeklärt. Da nun auch alle übrigen Forscher, welche sich mit dem Ei des Toxopneustes beschäftigt haben, keine Richtungskörper haben wahrnehmen können, so muss ich den von VAN BENEDEN erhobenen Zweifel als vollkommen grundlos bezeichnen und ihm gegenüber mit Bestimmtheit erklären, dass so deutlich und so leicht zu beobachtende Gebilde, wie sie bei den Hirudineen und Mollusken als Richtungskörper beschrieben werden, bei Toxopneustes lividus zu keiner Zeit vorhanden sind.

Ausserdem aber muss ich mich gegen die Art und Weise, wie VAN BENEDEN gegen meine Angaben Zweifel erhoben hat, mit aller Entschiedenheit hier aussprechen, da durch ein derartiges Verfahren

1) OSCAR HERTWIG. (Toxopneustes.) pag. 10.

2) VAN BENEDEN. (Asteracanthion.) pag. 11.

die Zuverlässigkeit meiner Beobachtungen in Frage gestellt wird. Ich finde hierzu um so mehr Veranlassung als die obenangeführte Stelle nicht die einzige der Art in VAN BENEDEN's Schrift ist. So schildert derselbe auf pag. 23, wie am Ei des Seesterns zwei Zonen, eine Rinden- und eine Markschiebt sich unterscheiden lassen und wie erstere eine leicht radiäre Streifung aufweist. »Cette distinction entre les deux substances constitutives du vitellus des Asterides,« bemerkt VAN BENEDEN hierzu, »a échappé à tous ceux, qui ont étudié les produits sexuels de ces Echinodermes. Elle n'a été signalée jusqu'à présent chez aucun animal de cet embranchement, et je m'étonne que HERTWIG qui a étudié avec tant de soin les oeufs du Toxopneustes, ne l'ait pas observée<sup>1)</sup>.

Auch dieser Zweifel ist grundlos, da aus der Literatur genügend hervorgeht, wie in so geringfügigen Strukturverhältnissen zwischen ganz nahe verwandten Thierarten Verschiedenheiten vorkommen können.

Indem ich somit meine Beobachtungen am Ei des Toxopneustes und die Deutungen derselben in ihrem ganzen Umfang aufrecht erhalte, bezweifle ich keineswegs die genauen und glaubwürdigen Angaben VAN BENEDEN's über den Zerfall des Keimflecks und über das Vorkommen von Richtungskörpern bei Asteracanthion, nur bin ich durch sie nicht überzeugt worden, dass hier wirklich das Keimbläschen in allen seinen Theilen zu Grunde gegangen ist und dass der später auftauchende Furchungskern sich vollkommen neu gebildet hat.

Wie ich bei dem Mangel entgegengesetzter Angaben glaube annehmen zu dürfen, sind die Untersuchungen VAN BENEDEN's nur am lebenden Objecte und ohne Anwendung von Reagentien angestellt worden. Durch die Beobachtungen der jüngsten Zeit ist nun aber vielfach gezeigt worden, dass der Kern Modificationen eingehen kann, welche ihn im frischen Zustande unsichtbar, weil nicht vom Dotter unterscheidbar machen. In diesem Sinne hat sich denn auch GREEFF<sup>2)</sup> ausgesprochen, welcher ganz neuerdings das Ei des Asteracanthion untersucht hat. GREEFF bestätigt im Allgemeinen die Mittheilungen von VAN BENEDEN, weicht aber in Einzelheiten, die mir nicht unwichtig erscheinen, von ihnen ab. Er konnte beobachten, wie nach Ab-

<sup>1)</sup> VAN BENEDEN. (Asteracanthion.) pag. 24.

<sup>2)</sup> GREEFF. Sitzungsber. der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturw. zu Marburg. 1876. pag. 83—87.



lauf der ersten halben Stunde der anfangs homogene und von einzelnen Vacuolen durchsetzte Keimfleck ein vollkommen granulöses Aussehen erhält, wie dann aber das Keimbläschen zu schrumpfen beginnt, indem seine Contouren unregelmässig gezackt und eingebuchtet werden und sein Umfang mehr und mehr abnimmt, bis nur noch ein kleiner heller Hof den Keimfleck umschliesst. Während der Hof sich noch mehr zusammenzieht, sollen die Granula des Keimflecks sich zuweilen von einander ablösen, meist aber in Zusammenhang bleiben und bald blass und undeutlich werden und endlich sollen die Contouren des Keimflecks vollständig schwinden. Man soll jetzt nur noch eine gezackte, wie amöbenartig ausgezogene helle Stelle sehen. »Dieses vielleicht aus den miteinander verschmolzenen Keimbläschen und Keimfleck übriggebliebene Gebilde,« fährt GREEFF fort<sup>1)</sup>, »habe ich früher für den persistirenden Keimfleck gehalten. Aber auch dieses entschwindet beim normalen Fortschritt der Entwicklung dem Auge und wir haben dann anscheinend nur noch ein kernloses Ei vor uns, dessen Dotter etwas dunkler geworden ist, als er vor der Entwicklung war. Ich sage »anscheinend«, denn auf der andern Seite ist die Annahme nicht auszuschliessen, dass der Keimfleck dennoch persistirt, aber so undeutlich wird, dass er in der ihm rücksichtlich der Lichtbrechung fast gleichartigen homogenen Grundsubstanz des Dotters, die er amöbenartig durchwandert, nicht mehr zu bemerken ist«.

Indem ich die Vermuthung GREEFF's theile, glaube ich auch schon jetzt den Weg bezeichnen zu können, auf welchem wohl die Verschiedenheiten zwischen den Vorgängen beim Ei des Toxopneustes und Asteracanthion eine Erklärung finden werden.

Der von VAN BENEDEN und GREEFF geschilderte Zerfall des Keimflecks scheint mir derselbe Vorgang zu sein, welchen ich bei Nephelis habe eintreten und zur Bildung einer Kernspindel führen sehen. Ich vermthe daher, dass eine solche auch bei Asteracanthion nicht fehlen wird. Einen weiteren Anhaltspunct für meine Vermuthung erblicke ich in den Angaben VAN BENEDEN's, denen zu Folge bei diesem Echinodermen Richtungskörper vorkommen. Wir wissen aber, dass letztere mit der spindelförmigen Differenzirung des Kerns, wie die neuesten Untersuchungen dargethan haben, in einem nahen Zusammenhang stehen. Sollte meine Vermuthung eintreffen, dann

<sup>1)</sup> GREEFF, l. c. pag. 87.

würden auch die Unterschiede, welche zwischen den beiden untersuchten Echinodermen in der Umwandlung des Keimbläschens beobachtet worden sind, sich erklären und auf das Fehlen oder Vorhandensein von Richtungskörpern sich zurückführen lassen. Bei *Toxopneustes*, wo Richtungskörper fehlen, geht der Keimfleck unverändert in den Dotter über und erscheint hier als ein kleiner, runder und homogener Kern, bei *Asteracanthion* dagegen, dessen Ei Richtungskörper bildet, erleidet der Keimfleck, nachdem er zuvor in eine Anzahl von Granula zerfallen ist, eine spindelförmige Metamorphose, um bei der bald erfolgenden Zelltheilung in Wirksamkeit zu treten.

Aus dem hier mitgetheilten Versuch ersieht man, wie unbeschadet der Beobachtungen von VAN BENEDEN zwischen unseren scheinbar ganz entgegengesetzten Angaben sich eine befriedigende Uebereinstimmung gewinnen lässt.

Ein Gleiches ist bei den Mittheilungen VAN BENEDEN's über die ersten Entwicklungsvorgänge im Säugethierei nicht möglich. In ihrer jetzigen Fassung stehen sie in directem Gegensatz zu den allgemeinen Ergebnissen, zu denen ich durch eigene Untersuchung und durch Verwerthung der Literatur gelangt bin. Ein Urtheil über diese Angaben oder den Versuch einer Umdeutung kann ich mir nicht erlauben, da VAN BENEDEN in seiner vorläufigen Mittheilung objectiven Befund und Deutung nicht getrennt dargestellt hat. Wenn er daher bloß erklärt, dass der eine Richtungskörper der *corps nucléolaire* (der umgewandelte Keimfleck) der andere der *corps nucléoplasmique* des Keimbläschens ist, so weiss ich vor der Hand nicht, ob er direct den Uebergang dieser Elemente in einander beobachtet oder nur aus übereinstimmenden Merkmalen erschlossen hat. Dies ist aber für die Beurtheilung und Verwerthung der referirten Angaben von der grössten Bedeutung. Denn im letzteren Falle bleibt die Möglichkeit einer andern Erklärung offen und dann liesse sich daran denken, dass bei den Säugethieren ähnliche Verhältnisse wie bei Mollusken und Hirudineen vorliegen. Hier birgt ja gleichfalls der zuletzt gebildete Richtungskörper eine in Carmin sich stärker imbibirende Kernvacuole, ohne deswegen durch Ausstossung des Keimflecks entstanden zu sein.

Wie VAN BENEDEN, so ist auch BÜTSCHLI durch seine ausgedehnten Untersuchungen an Würmern und Gastropoden zu einem dem meinigen entgegengesetzten Resultate geführt worden. In einem

Anhang<sup>1)</sup> zu seiner Abhandlung kommt er daher noch auf meine Untersuchung zu sprechen und bestreitet die allgemeine Tragweite meiner Schlüsse, weil ich die Angaben, nach denen das Keimbläschen in toto ausgestossen werden soll, nicht berücksichtigt hätte. Auch wirft er die Frage auf, ob denn in den Eiern der Echinodermen der durch die Thierreihe so verbreitete Vorgang der gänzlichen oder theilweisen Ausstossung des Keimbläschens wirklich ganz fehlen solle, da man doch aus dem Vorkommen bei Würmern und Rotiferen sicherlich auf ein sehr allgemeines Phaenomen schliessen dürfte?

Wenn wir die Beobachtungen BÜTSCHLI's näher in das Auge fassen, so lassen sich dieselben in drei Gruppen sondern: der einen Gruppe gehören die Eier der Gastropoden, der Hirudineen und des *Cucullanus elegans* an. Hier lässt BÜTSCHLI, wie wir schon gesehen haben, das Keimbläschen zu einer Spindel sich umwandeln. Diese soll dann an die Oberfläche des Eies rücken, ausgestossen werden und indem sie quillt, in die Richtungskörper übergehen. In der zweiten Gruppe, zu denen die meisten Nematoden gerechnet werden müssen, beschreibt BÜTSCHLI gleichfalls eine Ausstossung des Keimbläschens, aber in etwas modificirter Weise. Eine Spindelbildung konnte er hier (*Cucullanus* ausgenommen) nicht nachweisen, anstatt dessen sah er den Keimfleck verschwinden, die Umrisse des Keimbläschens undeutlich werden und eine kleine helle und verschwommene Stelle entstehen, welche er den Keimbläschenfleck nennt. Den letzteren lässt er an die Oberfläche rücken und aus seinem Innern ein ganz kleines Kügelchen, das metamorphosirte Keimbläschen, hervortreten. Wie an den Eiern der ersten Gruppe die beträchtliche Volumsdifferenz zwischen Spindel und Richtungskörper durch Quellung, so wird hier dieselbe durch eine stattgehabte Schrumpfung erklärt. In der dritten Gruppe endlich, welche von Rädertieren und Aphiden gebildet wird, konnte trotz vieler Bemühungen ein Richtungskörperchen nicht aufgefunden werden.

Gleichwohl ist BÜTSCHLI sehr geneigt, in der Ausstossung des Keimbläschens einen weit verbreiteten, fundamentalen Vorgang zu erblicken, und so erklärt er an einer Stelle<sup>2)</sup>, dass »wenn das Keimbläschen, wie jetzt bei Mollusken, Würmern und Wirbelthieren nachgewiesen ist, ausgestossen wird, ähnliches wohl allerwärts geschieht,

1) BÜTSCHLI, l. c. pag. 220—232.

2) BÜTSCHLI, l. c. pag. 17.



wenn sich auch im Einzelnen bedeutsame Modificationen dieses Vorganges zeigen mögen«.

Wie aus dem Referate hervorgeht, stimmt BÜTSCHLI mit VAN BENEDEN darin überein, dass die Richtungskörper ausgestossene Kerntheile sind, dagegen weichen sie von einander in ihren Angaben ab, wenn wir die Vorgänge im Einzelnen betrachten. VAN BENEDEN lässt das Keimbläschen sich auflösen und dann nur Theile desselben (*corps nucléolaire*, *corps nucléoplasmique*) eliminirt werden, BÜTSCHLI dagegen beschreibt keine Auflösung, sondern lässt das Keimbläschen ganz austreten, sei es als Spindel, sei es in anderer Form.

Der Annahme von einer derartigen Beziehung zwischen dem Keimbläschen und der Bildung der Richtungskörper kann ich nicht beistimmen und halte eine solche auch durch die Beobachtungen BÜTSCHLI's nicht für erwiesen. Schon im speciellen Theil habe ich gezeigt, dass bei den Hirudineen und Gastropoden die Erscheinungen in einer ganz anderen Richtung zu deuten sind, dass die Kernspindel nicht dem Keimbläschen, sondern nur einem Theil desselben entspricht, dass die Richtungskörper nicht durch Ausstossung der Spindel, sondern durch Zelltheilung entstehen, dass daher auch ein Theil der Spindel den Furchungskern mit bilden hilft.

Ebenso kann ich, hinsichtlich der Nematoden, den Angaben BÜTSCHLI's nichts entnehmen, was zu der Ansicht nöthigte, dass hier das sogenannte Richtungskügelchen das ausgestossene Keimbläschen ist. Denn erstens ist zur Zeit, wo das Kügelchen aus dem Ei hervorgeschoben wird, das Keimbläschen als solches bereits in der Zelle nicht mehr vorhanden, sondern an seiner Statt nur eine kleine körnchenfreie Stelle, der sogenannte Keimbläschenfleck, über dessen Beschaffenheit keine näheren Mittheilungen gemacht werden. Zweitens ist das später aus dem Ei austretende Körperchen von einer so geringen Grösse, dass BÜTSCHLI es ursprünglich <sup>1)</sup> für den bei Nematoden sehr kleinen Keimfleck gehalten hat. Weder in Grösse noch Bau gleicht es im Entferntesten dem Keimbläschen. Mit demselben Rechte wie BÜTSCHLI in dem Kügelchen das geschrumpfte Keimbläschen, kann man in ihm auch nur einzelne Reste desselben erblicken, welche nach der Auflösung unbrauchbar geworden sind und daher aus der Zelle entfernt werden. Offenbar ist BÜTSCHLI hier

<sup>1)</sup> BÜTSCHLI. Vorläufige Mittheilung über Untersuchungen betreffend die ersten Entwicklungsvorgänge im befruchteten Ei von Nematoden und Schnecken. Zeitschr. für wissensch. Zoologie. Bd XXV. pag 201.

in seiner Deutung durch seine Befunde bei Infusorien, Hirudineen, Mollusken und Cucullanus bestimmt worden, wie er denn auch selbst sagt: »Nach den Erfahrungen, die wir bei Nephelis und Cucullanus machten, dürfte es keinem Zweifel unterliegen, dass wir in dem von mir oben als Keimbläschenfleck bezeichneten Umwandlungsproduct des Keimbläschens dasselbe Gebilde vor uns haben, welches wir in dem spindelförmig modificirten Eikern des Nephelis-Eies fanden, zusammen mit den beiden Centralhöfen der sich um dessen Enden findenden Strahlungen, welche sich auch hier bei genaueren Beobachtungen wohl noch auffinden lassen werden «<sup>1)</sup>. Bezeichnend ist in der Hinsicht auch folgende Stelle<sup>2)</sup>: »Bei dieser Deutung, die ich für die einzig mögliche halte, wodurch meine sämtlichen Beobachtungen über die Ausstossung des Keimbläschens bei Würmern und Schnecken in Einklang gebracht werden, darf uns die beträchtliche Reduction, welche das Volumen des Keimbläschens bei der Metamorphose zum Richtungskörper erfährt, nicht stören. Wir finden das Gleiche bei allen bisher untersuchten Eiern und werden uns späterhin, namentlich bei den Infusorien überzeugen, dass Volumsänderungen der Kerne in dem grössten Maassstab und der verschiedensten Richtung stattfinden können«.

In diesen Sätzen, scheint mir, hat BÜTSCHLI selbst die schwache Seite seiner Deutungen hervorgehoben. indem er fast überall, um seine Beobachtungen mit seiner Hypothese in Einklang zu bringen, zur Annahme sei es einer Schrumpfung, sei es einer Quellung greifen muss. Ausserdem muss ich betonen, dass alle Motivirungen BÜTSCHLI's hauptsächlich auf seinen bei Gastropoden und Hirudineen gemachten Erfahrungen fussen, welche, wie wir gesehen haben, am wenigsten geeignet sind, seine theoretischen Auffassungen zu stützen.

Nach den zur Zeit vorliegenden Beobachtungen wird man daher die Frage nach der Bedeutung und Abkunft der Richtungskügelchen bei Nematoden noch als eine offene behandeln müssen.

Ich komme nun zu dem Verhältniss, in welchem meine Beobachtungen zu den Auffassungen stehen, welche STRASBURGER in der zweiten Auflage seiner Schrift über Zellbildung entwickelt hat<sup>3)</sup>.

Durch eine zweite Untersuchung der reifen Eier von Phallusia fand STRASBURGER, dass das kernlose Stadium, welches er früher

1) BÜTSCHLI, Studien etc. pag. 25.

2) BÜTSCHLI, Studien etc. pag. 26.

3) STRASBURGER, l. c. pag. 293—316.

beschrieben hatte, nicht zu beobachten ist, indem sich an der Eiperipherie noch ein kleiner Kern, wahrscheinlich ein Rest des Keimbläschens, nachweisen lässt. Ferner hat er die Bildungsweise der Canalzelle der Coniferen genauer verfolgt und hierbei festgestellt, dass dieselbe durch Zelltheilung aus dem Ei gebildet wird, indem das oberflächlich gelegene Keimbläschen in zwei Hälften zerfällt, in den Kern der Canalzelle und in den Kern des reifen befruchtungsfähigen Eies. In der Canalzelle erblickt er ein Analogon der Richtungskörper der thierischen Eier.

Von diesen Beobachtungen aus wirft STRASBURGER einen Blick auf ältere und neuere Angaben über das Verhalten des Keimbläschens und misst hier den Mittheilungen über Verschwinden des Keimflecks, über Ausstossung des Kerns oder eines Kerntheils und dem Vorhandensein von Richtungskörpern eine grosse Bedeutung bei. Er hält es für wahrscheinlich, dass die Verbreitung der letzteren eine allgemeine ist, dass daher auch bei Seeigeln und bei Phallusia entsprechende Bildungen ausgestossen werden. Da nun hier während der Befruchtung von einem solchen Vorgange nichts zu bemerken ist, so glaubt er annehmen zu können, dass die Ausstossung in die Zeit vor der Befruchtung falle. Die Bedeutung der Richtungskörper sucht er darin, dass bei ihrer Bildung der Kern der Eianlage sich gewisser Bestandtheile entledigt und sich so für die zukünftige Befruchtung vorbereitet«<sup>1)</sup>.

Auf dieser Grundlage bildet sich STRASBURGER eine Auffassung, die in folgenden Worten zusammengefasst ist: »Aus allen diesen Betrachtungen scheint mir hervorzugehen, dass ein Theil des alten Keimbläschens stets im thierischen Ei verbleibt, dass aber dieser verbleibende Theil dem Keimfleck nicht entspricht. Vielmehr wird mir jetzt schon die Uebereinstimmung der betreffenden Vorgänge in den thierischen Eiern mit denjenigen in pflanzlichen, vornämlich in den Conifereneiern, mehr denn wahrscheinlich, wonach der Zellkern der Eianlage sich theilen und eine Hälfte desselben ausgestossen werden, die anderen in dieser oder jener Weise sich modificirend, wohl auch unkenntlich werdend, im Eie verbleiben müsste«<sup>2)</sup>. — Diese letzten Worte erklärt STRASBURGER an einer andern Stelle näher dahin, dass die eine Kernhälfte sich später im Dotter theilen könne, was ihm aus Beobachtungen AUERBACH's, BÜTSCHLI's

<sup>1)</sup> STRASBURGER, l. c. pag. 294.

<sup>2)</sup> STRASBURGER, l. c. pag. 304—305.



und VAN BENEDEN's hervorzugehen scheint. Er schliesst daher auch, dass es »sich in den Fällen der Erhaltung des Eikerns nicht um diesen Kern als morphologisches Element, sondern nur um dessen Substanz handelt«. »Man könne daher auch dort, wo die Kernsubstanz sich nicht im Eiplasma vertheilt, von einem kernlosen Zustand des Eies vom morphologischen Standpunct aus sprechen«<sup>1)</sup>.

Auf meine Beobachtungen am Ei des *Toxopneustes* eingehend wendet sich STRASBURGER gegen die Deutung derselben und führt den Eikern nicht auf die Erhaltung des Keimflecks, sondern überhaupt nur auf die Erhaltung eines Theiles des Keimbläschens zurück. Ferner wirft er meiner Auffassung vor, dass sie für die Existenz der sogenannten Richtungskörper keinen Raum übrig lässt.

Wenn wir jetzt die von VAN BENEDEN, von BÜTSCHLI und von mir vertretenen Ansichten mit der Ansicht STRASBURGER's vergleichen, so sehen wir, dass dieselbe von allen drei nicht unerheblich abweicht. Mit VAN BENEDEN und BÜTSCHLI stimmt STRASBURGER in dem Puncte überein, dass er die Bildung der Richtungskörper mit der Umbildung des Keimbläschens in Zusammenhang bringt, dagegen weicht er von beiden ab, indem er nur eine Hälfte des Kerns und zwar diese durch Kerntheilung aus der Zelle austreten lässt. Auf der andern Seite wiederum nähert sich STRASBURGER meiner Auffassung, insofern er zugibt, dass bei der Eireife ein Theil des Keimbläschens erhalten bleibt und in den Furchungskern übergeht. Im Einzelnen bestehen aber auch hier erhebliche Differenzen, und erleidet die hervorgehobene Uebereinstimmung eine Einschränkung namentlich in zweifacher Hinsicht:

1) indem STRASBURGER den persistirenden Theil des Keimbläschens durch Theilung entstehen lässt, und 2) indem er in einer Zahl Fälle annimmt, dass die persistirenden Kerntheile im Dotter sich auflösen und vertheilen können; dass es daher nicht um den Kern als morphologisches Element, sondern nur um dessen Substanz sich handelt.

Ein weiterer sehr bedeutsamer Unterschied zwischen unseren beiderseitigen Auffassungen betrifft die Beurtheilung der Richtungskörper. Da wir nun auf diesen Punct schon bei Besprechung der Arbeiten von VAN BENEDEN und BÜTSCHLI wiederholt hingeführt worden sind, so halte ich es für zweckmässig auf die Frage nach der

<sup>1)</sup> STRASBURGER, l. c. pag. 311–312.

Verbreitung, Bildung und Bedeutung der Richtungskörper jetzt noch näher einzugehen und meine Ansicht im Zusammenhang darzulegen.

Es gibt wohl wenig Gebilde auf dem Gebiete der Entwicklungsgeschichte, welche eine so vielfältige und so häufig wechselnde Beurtheilung erfahren haben, wie die Richtungskörper. Bald erblickte man in ihnen Theile von untergeordneter Bedeutung, ausgepresste Protoplasmatröpfchen oder Excretkügelchen, bald legte man ihnen eine grössere morphologische Bedeutung für die weiteren Entwicklungsprocesse des Eies bei und war dann geneigt, eine weite und allgemeine Verbreitung dieser Gebilde anzunehmen: bald glaubte man in ihnen das Keimbläschen oder Theile desselben wiedererkennen zu müssen. Namentlich diese letzte Lehre hat vielfache Wandlungen erfahren. Schon FREY, LOVÉN und andere sprachen die Vermuthung aus, dass der Keimfleck aus dem Ei ausgestossen werde. Dann gerieth diese Ansicht wieder mehr in Vergessenheit, bis in der Neuzeit OELLACHER Beobachtungen am Forellenei mittheilte, welche beweisen sollten, dass das Keimbläschen an die Oberfläche rückend aus dem Dotter entfernt werde und den Richtungskörper bilde. OELLACHER's Mittheilungen fanden vielen Anklang, zahlreiche Forscher haben sich ihm angeschlossen und haben namentlich BÜTSCHLI, VAN BENEDEN und STRASBURGER, wie wir gesehen haben, dieser Lehre in mehr oder minder modificirter Form eine grössere Tragweite zu geben versucht.

Wenn ich jetzt auf die Geschichte der Deutungen der Richtungskörper zurückblicke, so scheint mir vielfach in drei Richtungen gefehlt worden zu sein. Erstens haben viele Forscher, welche mit dem Studium dieser Gebilde sich beschäftigt haben, die Verbreitung derselben überschätzt. Zweitens hat man schon von LOVÉN an verschiedenartige Bildungen mit einander identificirt, indem man schlechtweg jeden protoplasmatischen geformten Theil zwischen Dotter und Eihaut als Richtungskörper betrachtet hat. Drittens hat man sich verleiten lassen, zwei zeitlich oft zusammenfallende Processe: dass das Keimbläschen im reifen Ei schwindet, und, dass ausserhalb des Dotters geformte Körper auftreten, in einen directen genetischen Zusammenhang zu bringen.

Was den ersten Punct betrifft, so kann es nach den vorliegenden embryologischen Untersuchungen wohl keinem Zweifel unterliegen, dass bei einer sehr grossen Anzahl von Thieren aus den verschiedensten Klassen in der Eientwicklung überhaupt keine Richtungskörper zu beobachten sind. So konnte ich z. B. bei Toxo-

pneustes lividus weder bei der Eireife noch auch später solche auffinden. Hierin gleichen ihm die Coelenteraten (Medusen, Siphonophoren), ein Theil der Würmer (Serpula etc.), die Tunicaten, Arthropoden, Amphioxus etc. Auch an vollkommen durchsichtigen Objecten haben hier selbst so genaue Beobachter wie BÜTSCHLI vergebens nach einer Bildung gesucht, die nur im Entferntesten einem Richtungskörper gliche. Diese Thatsache allein schon kann gegen die Deutungen VAN BENEDEN's, BÜTSCHLI's und STRASBURGER's Bedenken erwecken. Denn mit ihrer Ansicht lässt es sich schwer vereinbaren, dass ein so fundamentaler Vorgang, wie die Ausstossung des Keimbläschens nach derselben sein würde, in zahlreichen Fällen nicht eintritt.

Dass unter dem Namen »Richtungskörper«, wie ich an zweiter Stelle hervorhob, ganz verschiedenartige Bildungen zusammengefasst werden, habe ich im Verlauf meiner Untersuchungen selbst erfahren können und glaube durch dieselben den Nachweis geführt zu haben, wie unberechtigt es ist in den Richtungskörpern der Hirudineen und in der schleierförmig ausgebreiteten Substanz auf den Amphibienciern homologe Theile zu erblicken.

An die Hirudineen schliessen sich vorläufig nur die Mollusken und wie es scheint, Cucullanus elegans, vielleicht auch Asteracanthion an. Von pflanzlichen Objecten gehören die Coniferen hierher. In wie weit noch anderwärts diese Art Richtungskörper verbreitet sind, muss erst durch erneute Untersuchungen festgestellt werden. Aehnliche Verhältnisse wie die Amphibien zeigen uns nach den von mir anders gedeuteten Angaben OELLACHER's die Knochenfische. Auch möchte ich alle jene Fälle hierher rechnen, wo nach dem Schwund des Keimbläschens ein Tropfen eiweissreicher Substanz aus dem Dotter ausgepresst wird, ohne dass eine Spindel- und Zelltheilung hierbei stattfindet. Ich habe hier die sogenannten Richtungskörper von Hydra, Cucumaria und den Nematoden im Auge.

Auf jeden Fall geht aus diesen Betrachtungen hervor, wie wenig sicher noch unsere Kenntnisse über die Beschaffenheit und die Entstehung der Bildungen sind, welche man unter dem gemeinsamen Namen Richtungskörper zusammengefasst hat, und daher halte ich es für durchaus erforderlich, dass man diesen Namen schärfer fasst und nur für jene Fälle anwendet, wo wie bei Mollusken, Hirudineen, Coniferen etc. Spindelbildung und Zellknospung hat beobachtet werden können. Für andere ausserhalb des Dotters liegende Substanztheile, welche unbrauchbar gewordene und entleerte Reste des Keimbläschens



darstellen, werde ich den Namen Excretkörper oder Excretkügelchen (*corpuscule excreté* FOL<sup>1)</sup>) gebrauchen. Im Uebrigen wird durch ein genaueres Studium noch aufgeklärt werden müssen, ob nicht vielleicht auch andere Bildungen mit vorliegen und weitere Unterscheidungen erforderlich sind.

Es bleibt mir nun drittens noch der Beweis zu führen, dass der Schwund des Keimbläschens und das ziemlich gleichzeitige Auftreten von Substanztheilen ausserhalb des Dotters, zwei nicht zusammengehörige Processe sind, welche man mit Unrecht in genetischen Zusammenhang gebracht hat. Dies gilt in gleicher Weise für die eigentlichen Richtungskügelchen wie für die Excretkörper der Amphibien etc. Hinsichtlich der ersteren habe ich durch die Untersuchung der Hirudineen den Nachweis geliefert, dass die Rückbildung des Keimbläschens und die Umbildung des Keimflecks zum spindelförmig differenzirten Eikern bereits in den Ovarien längere Zeit vor der Eiablage erfolgt. Es stehen daher die erst nach der Eiablage vom Dotter sich abschnürenden Richtungskörper mit den Veränderungen des Keimbläschens in keiner Beziehung. Es sind zwei Processe, die für sich getrennt beurtheilt werden müssen. Während wir in der Kernumbildung der Eizelle einen im ganzen Thierreich verbreiteten, verschieden modificirten Vorgang erkennen, haben wir in der Entstehung der Richtungskörper eine auf einzelne Abtheilungen beschränkte Entwicklungserscheinung vor uns. Ob dieselbe eine accessorische ist oder ursprünglich eine allgemeine Verbreitung besessen und nur bei Hirudineen, Mollusken u. s. w. sich erhalten hat, lasse ich dahin gestellt, und glaube, dass diese und andere Fragen, die sich hier noch aufwerfen lassen, noch sehr ausgedehnter Untersuchungen und Experimente zu ihrer Lösung bedürfen werden. Für die Annahme STRASBURGER's, dass der Kern der Eianlage sich gewisser Bestandtheile entledige und sich so für die zukünftige Befruchtung vorbereite, gibt der ganze Verlauf des Processes als einer Kern- und Zelltheilung wohl vor der Hand keinen Anhaltspunct.

Dagegen stehen der Schwund des Keimbläschens und das Auftreten der Excretkörper, wenn die von mir angenommene Deutung die richtige ist, in näherer Beziehung zu einander. Aber auch diese

<sup>1)</sup> H. FOL. Etudes sur le développement des Mollusques. 1875. pag. 24 bis 27.

ist keine directe und vor allen Dingen keine morphologische, da ja die Excretkörper, wie sich bei den Amphibien beobachten lässt, erst einige Zeit nach der Auflösung des Keimbläschens aus unbrauchbar gewordenen Substanzen desselben sich bilden.

Aus der hier im Zusammenhang gegebenen Beurtheilung der Richtungskörper erhellt, warum ich die hierauf bezüglichen theoretischen Ansichten von VAN BENEDEN, BÜTSCHLI und STRASBURGER weder in der einen noch in der anderen Form theile, und warum ich die gegen meine Ansicht erhobenen Einwürfe für nicht stichhaltig erachte. Ich halte daher die allgemeinen Ergebnisse, zu welchen mich meine Beobachtungen am Ei des *Toxopneustes* geführt haben, in ihrem ganzen Umfang aufrecht und stütze dieselben durch die neuen Beobachtungen, welche ich am Ei der Hirudineen und Amphibien angestellt habe. Während ich bei *Toxopneustes* den Uebergang des Keimflecks in den Eikern nur sehr wahrscheinlich machen konnte, glaube ich bei *Nephelis* einen sichereren Nachweis geliefert zu haben, dass ein kernloses Stadium im Ei nach dem Schwund des Keimbläschens nicht eintritt, und dass der Eikern sich aus der Substanz des Keimflecks hervorbildet.

## II. Abschnitt.

Bedeutsamer noch als die Eireife für die Erkenntniss der ersten Entwicklungsvorgänge ist die Frage nach dem Verhalten von Ei und Spermatozoon bei der Befruchtung. Um so erfreulicher ist es, dass gerade auf diesem Gebiete in dem letzten Jahre eine Summe übereinstimmender Beobachtungen gewonnen worden ist, und dass auch die theoretischen Auffassungen derer, welche sich jüngst mit diesem Gegenstand beschäftigt haben, hier weniger auseinander gehen, als es in der vorher behandelten Frage der Fall war.

Die übereinstimmenden Beobachtungen, welche ich hier im Auge habe, betreffen die Ableitung des Furchungskerns aus zwei getrennten und später verschmelzenden Kernen. Die ersten genaueren Angaben hierüber verdanken wir AUERBACH<sup>1)</sup>, welcher bei *Ascaris nigrovenosa* und *Strongylus auricularis* an den Polen des ovalen Eies zwei Kernvacuolen erscheinen, sich vergrössern und im Centrum des Eies verschmelzen sah. Die weite Verbreitung dieses Processes wies BÜTSCHLI nach, welcher zahlreiche Nematoden, einzelne Gastropoden

<sup>1)</sup> AUERBACH. Organologische Studien. 2tes Heft. 1874.

und Hirudineen untersucht hat. Fast gleichzeitig nahm ich dieselbe Erscheinung im Ei des *Toxopneustes lividus* wahr, und ebenso entdeckte VAN BENEDEN bei Säugethieren und STRASBURGER im Anschluss an meine Beobachtungen bei *Phallusia mammillaris* die stattfindende Verschmelzung zweier Kerne. Durch Untersuchung der Coniferen stellte letzterer die Verbreitung dieses Processes auch im Pflanzenreich sicher.

Die genannten Forscher haben mit Ausnahme STRASBURGER'S ihre Entdeckungen an Objecten gewonnen, an welchen sich eine künstliche Befruchtung nicht vornehmen liess, so dass ihnen die Entstehungsweise der zwei Kerne mehr oder minder unklar bleiben musste. Sie unterliessen es daher zum Theil für die von ihnen beobachteten Erscheinungen eine Erklärung zu geben und konnten wo es geschah, nur eine Hypothese aufstellen. Weit günstigere Bedingungen bot mir das Ei des *Toxopneustes lividus*. An diesem konnte ich nachweisen, dass der eine der sich copulirenden Kerne schon dem unbefruchteten Ei angehört, der andere dagegen erst in Folge der Befruchtung an der Peripherie erscheint. Ich bezeichnete daher den einen als Eikern, den andern als Spermakern und stellte den Satz auf, dass der wichtigste Vorgang bei der Befruchtung die Verschmelzung zweier Kerne, eines weiblichen und eines männlichen Kernes ist. Auf einige Beobachtungen gestützt konnte ich es zugleich in hohem Grade wahrscheinlich machen, dass der Spermakern der Körper oder der Kerntheil eines direct in den Dotter eingedrungenen Spermatozoon ist, dass mithin bei der Befruchtung überhaupt nur ein Spermatozoon in Wirksamkeit tritt.

Im Grossen und Ganzen hat diese Auffassung Zustimmung erfahren, doch herrschen auch hier, wenn wir auf die einzelnen Theile der Theorie näher eingehen, nicht unwichtige Differenzen zwischen BÜTSCHLI, VAN BENEDEN, STRASBURGER und mir.

Am weitesten entfernt sich BÜTSCHLI von meinem Standpunct, insofern er im Anhang zu seinem Hauptwerk die geschlechtliche Verschiedenheit der sich copulirenden Kerne bezweifelt. Auf der andern Seite aber hält er es durch meine Beobachtungen »für nahezu sicher erwiesen, dass nach dem Verschmelzen des oder der Spermatozoen mit der Eizelle der Spermakern eine Weiterbildung erfährt und zu der Bildung des ersten Furchungskerns beiträgt«<sup>1)</sup>. In seiner Arbeit ist BÜTSCHLI nicht dazu gekommen, eine fest formulierte Theorie der Be-

<sup>1)</sup> BÜTSCHLI. Studien etc. pag. 225.



fruchtung zu entwickeln, indessen lässt er an verschiedenen Stellen seine Grundauffassung durchblicken. So spricht er sich wiederholt dahin aus, dass das Wesentliche der Befruchtung wohl in der Entfernung des alten und in der Bildung eines neuen Kerns, in welchen Bestandtheile des Spermatozoon eingingen, liege. Er ist geneigt in der Mehrzahl der neuentstehenden Kerne der ersten Furchungskugel ein durch den vorhergehenden Zerfall des eingedrungenen Spermatozoidenkerns hervorgerufenes Phänomen zu erkennen. Eine Sicherheit konnte BÜTSCHLI hauptsächlich deswegen nicht gewinnen, weil ihm die Entscheidung der Frage nicht glückte, ob die Ausstossung der Richtungskörper nur eine dem befruchteten Ei zukommende Erscheinung ist.

Auf eine Widerlegung dieser Auffassungsweise brauche ich hier nicht näher einzugehen, da es sich wesentlich um die schon früher erörterte Frage handelt, ob das Keimbläschen vollkommen zu Grunde geht, oder in seinen wichtigen Bestandtheilen erhalten bleibt.

In dem von BÜTSCHLI zweifelhaft gelassenen Punkte theilen VAN BENEDEN und STRASBURGER meine Ansicht, indem sie eine geschlechtliche Differenz der verschmelzenden Kerne annehmen. Dagegen bestreiten sie, dass der Kern des Spermatozoon als solcher in die Dotterrinde eindringe.

VAN BENEDEN geht hierbei von seinen Beobachtungen an Säugethiereiern aus, welche er im Decemberheft der belgischen Academieberichte 1875 veröffentlicht hat. An Säugethieren konnte VAN BENEDEN nie ein Spermatozoon in den Dotter eindringen sehen, dagegen häufig beobachten, dass deren mehrere mit ihrem Kopfe fest der Dotteroberfläche aufsassen. »Die Befruchtung« schliesst er »bestehe daher wesentlich in der Vermischung der Spermasubstanz mit der oberflächlichen Schicht der Dotterkugel«<sup>1)</sup>. Hiermit verknüpfte VAN BENEDEN bei Besprechung der zwei in dem zuvor kernlosen Ei erscheinenden Pronuclei eine weitere Hypothese, die ich wörtlich wiedergebe<sup>2)</sup>: Il résulte de ce qui précède que le premier noyau de l'embryon se développe aux dépens de deux pronuclei, l'un périphérique qui dérive de la couche superficielle de l'oeuf, l'autre formé au milieu de la masse centrale du vitellus. Comme j'ai établi que les spermatozoïdes s'accolent à la surface du vitellus pour se confondre avec la couche superficielle du globe, il me paraît probable que le pronucleus superficiel se forme au moins partiellement aux dépens

1) v. BENEDEN. Mammifères. pag. 11.

2) v. BENEDEN. Mammifères. pag. 17.

de la substance spermatique. Si, comme je le pense, le pronucleus central se constitue exclusivement d'éléments fournis par l'oeuf, le premier noyau de l'embryon serait le résultat de l'union d'éléments mâles et femelles. J'énonce cette dernière idée comme une simple hypothèse, comme une interprétation que l'on peut ou non accepter.

STRASBURGER hat seine Auffassung über die Befruchtung durch das Studium von Coniferen und von Phallusia sich gebildet. Für Coniferen nimmt er es für sicher an, dass der Inhalt des Pollenschlauchs jedenfalls in gelöster Form in das Ei eindringe, denn er passire hierbei bei der Fichte die feinen, mit zarten Membranen verschlossenen Poren, respective bei der Kiefer einen grösseren, ebenfalls verschlossenen Porus an der Spitze des Pollenschlauches<sup>1)</sup>. Im Ei soll sich dann wieder am Pollenschlauchende der Inhalt desselben zu einem zellkernartigen Gebilde ansammeln, welches sich zum Eikern hinbewegt. Auch für Phallusia ist STRASBURGER der Meinung, dass die Substanz der Spermatozoiden durch die Eihülle diffundire und in den Dotter eindringend sich zum Spermakern ansammle. Er stellt daher den Satz auf, dass es sich »bei der Befruchtung nicht um die Kerne der Spermatozoiden als morphologische Elemente, sondern um die Substanz dieser Kerne als physiologisches Element handle«.

Der Auffassung VAN BENEDEN's und STRASBURGER's gegenüber lenke ich die Aufmerksamkeit auf folgende fünf Punkte, welche mir für die Entscheidung der Frage von Belang zu sein scheinen:

1) Bei Coniferen kann wohl die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, dass die feine Membran an der Spitze des Pollenschlauchs vor dem Uebertritt seines Inhalts in das Ei zum Theil aufgelöst wird.

2) Bei Hirudineen, Säugethieren etc. ist die Dotterhaut kein Hinderniss für das Eindringen der Spermatozoen, da sie in grosser Anzahl innerhalb derselben beobachtet worden sind. Hier können sie also direct in das membranlose Eiplasma sich einsenken.

3) Eine Grössenzunahme des Spermakerns innerhalb des Dotters vor der Copulation mit dem Eikern hat häufig durch directe Beobachtung nachgewiesen werden können. Es sprechen daher Grössendifferenzen zwischen dem Spermakern und dem Körper des Spermatozoon nicht gegen ihre Identität.

4) Bei *Toxopneustes lividus* verstreichen zwischen der Vornahme der künstlichen Befruchtung und dem Auftreten des Spermakerns nur

<sup>1)</sup> STRASBURGER, l. c. pag. 295, 307, 308.

wenige Minuten. Es muss als sehr unwahrscheinlich bezeichnet werden, dass in diesem kurzen Zeitraum die Spermasubstanz sich auflösen, mit dem Eiplasma sich vermischen und gleich darauf wieder zu einem kleinen Kern sich ansammeln soll. Jedenfalls lässt sich die Bedeutung dieses Vorgangs nicht verstehen, da das Endziel desselben in einfacherer Weise auf directem Wege erreicht werden kann.

5) Bei *Toxopneustes* sah ich vom oberflächlich liegenden Spermakern einen feinen Faden über die Eiperipherie hervorragen. Ich glaube denselben noch jetzt als Faden des Spermatozoon deuten zu müssen und erinnere hier an eine ähnliche Beobachtung, welche HENSEN<sup>1)</sup> vom Kaninchenei beschrieben hat.

Alles dieses bestimmt mich an der einfacheren Erklärung festzuhalten, dass das Spermatozoon als solches in den Dotter eindringt und dass sein Kern hier eine oft beträchtliche Vergrösserung durch Imbibition mit Kernsaft bis zur Copulation mit dem Eikern erfahren kann.

Mit der hier discutirten Frage hängt eine zweite innig zusammen, die Frage, ob die Befruchtung von nur einem oder einer grösseren Anzahl von Spermatozoen bewirkt wird. In meiner früheren Arbeit habe ich mich für das Ei des *Toxopneustes* in ersterem Sinne ausgesprochen und scheint mir zu Gunsten dieser Ansicht jetzt schon ein ziemlich reiches Beobachtungsmaterial vorzuliegen. Namentlich möchte ich für dieselbe die Angaben vom Erscheinen einer einzigen isolirten Radienfigur verwerthen. Stets nur eine Radienfigur, welche nach meiner Deutung vom Eintritt eines Spermatozoon bedingt ist, habe ich unter normalen Verhältnissen bei *Toxopneustes*, *Nephelis* und *Rana temporaria* beobachtet. Aehnliche Angaben hat STRASBURGER für *Phallusia*, BÜTSCHLI für *Nephelis* und Gastropoden und BAMBEKE<sup>2)</sup> für die Batrachier gemacht. Wichtig ist mir hier auch die Beobachtung BÜTSCHLI's, dass bei *Cucullanus elegans* stets nur ein Spermatozoon der Oberfläche des Dotters anhaftet<sup>3)</sup>.

Von grosser Bedeutung für die Entscheidung der vorliegenden Frage sind ferner noch die Angaben über die Bildungsweise des

<sup>1)</sup> HENSEN. Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens u. Meerschweinchens. Zeitschr. f. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte. Bd. I.

<sup>2)</sup> Nur bei den Urodelen war BAMBEKE vor Jahren schon zu einem andern Resultate gelangt, indem er hier mehrere Pigmentstreifen und *trous vitellins* wahrnahm.

<sup>3)</sup> BÜTSCHLI. Studien etc. pag. 228.



Furchungskerns, wenn man, wie ich es thue, im Spermakern nur den Kerntheil eines Samenfadens erblickt. Nach den sich immer mehr häufenden Beobachtungen, dass zwei Kerne zum Furchungskern verschmelzen, kann man wohl schliessen, dass dieser Vorgang im Thier- und Pflanzenreich ein allgemeiner und daher fundamentaler ist. Den Angaben, nach welchen an einzelnen Objecten eine noch grössere Anzahl von Kernen zusammentreten soll, habe ich zum Theil eine andere Deutung geben können und habe durch die Untersuchung von Nephelis gezeigt, dass der bei Gastropoden an der Eiperipherie erscheinende Kernhaufen nur einem einzigen Kern entspricht. Die angeführten Gründe machen es mir wahrscheinlich, dass bei der Befruchtung nur ein Spermatozoon wirksam ist, dass mit andern Worten der Befruchtungsact überhaupt auf der Verschmelzung von nur zwei Elementen, einer männlichen und einer weiblichen Zelle, eines männlichen und eines weiblichen Kernes beruht.

Es muss irgend eine Ursache existiren, welche nach dem Eintritt eines Spermatozoon in das Ei unter normalen Verhältnissen den Zutritt weiterer Spermatozoen verhindert. Welche Ursache hier wirkt, das wird vielleicht durch besonders auf diesen Punct gerichtete Beobachtung und durch das Experiment aufgedeckt werden können.

Nachdem ich so die Meinungsverschiedenheiten erörtert habe, welche über die Theorie der Befruchtung in den neuesten Arbeiten hervorgetreten sind, habe ich jetzt noch auf Einwürfe einzugehen, welche VAN BENEDEN<sup>1)</sup> gegen meine Beobachtungen in seinen Beiträgen zur Geschichte des Keimbläschens und des Furchungskerns erhoben hat.

Indem VAN BENEDEN seine Beobachtungen am Ei des Kaninchens mit den meinigen vergleicht, gelangt er zur Ansicht, dass der helle von einem Strahlenkranz umgebene Hof, welcher beim Toxopneustes nach der Befruchtung in der Peripherie des Eies erscheint, der neuentstandene Nucleus selbst ist, trotzdem ich ausdrücklich hervorgehoben habe, dass der Hof von homogenem Protoplasma gebildet werde. Er folgert dann weiter hieraus, dass das im Centrum des Hofes gelegene Körperchen, welches ich als Spermakern bezeichnet habe, nur die Bedeutung eines Nucleolus im Nucleus besitze. Indem so VAN BENEDEN meine Beobachtungen umdeutet, vergleicht er den hellen Fleck (meinen Protoplasmahof) seinem peripheren Pronucleus

---

<sup>1)</sup> v. BENEDEN. *Asteracanthion*. pag. 41—47.

und polemisiert von diesem Standpunkt aus dagegen, dass der Spermakern der Kerntheil eines in den Dotter eingedrungenen Samenfadens ist. Er hebt hervor, dass bei den Säugethieren der periphere Pronucleus bei seinem ersten Auftreten ganz homogen sei und keinen Nucleolus (Spermakern) enthalte; dies spreche gegen meine Deutung; denn nach meiner Theorie müsse der Pronucleus erst in Folge des Eindringens eines Samenfadens entstehen und müsse sich immer um den Kopf eines solchen bilden. Man müsse daher erwarten, dass jeder periphere Pronucleus wenigstens einen Nucleolus und zwar gleich bei seiner Entstehung besitze, zweitens hält VAN BENEDEN mir entgegen, dass bei den Säugethieren zahlreiche Nucleoli nach einiger Zeit im Pronucleus sich bilden, welche von sehr verschiedener Grösse und zum Theil punctförmig seien. Mit den Köpfen von Spermatozoen hätten diese Nucleoli nicht die geringste Aehnlichkeit. Drittens führt er die Beobachtungen von AUERBACH an *Ascaris nigrovenosa* an. Zwischen den 3—6 Nucleoli, welche in den sich vergrößernden Kernvacuolen erscheinen, und den Spermatozoen der Nematoden bestehe nicht die geringste Analogie. Viertens und fünftens endlich betont er, dass auch im centralen Pronucleus und in den Kernen der Theilungssegmente Körperchen wie im peripheren Pronucleus, also ganz unzweifelhafte Nucleoli vorhanden seien. Aus allen diesen Einwürfen folgert VAN BENEDEN, dass der von mir als Spermakern bezeichnete Körper nicht der Kopf eines Spermatozoon, sondern nur ein einfacher Nucleolus sein könne.

Diese ganze Polemik VAN BENEDEN's baut sich einzig und allein auf der Voraussetzung auf, dass der von mir um den Spermakern beschriebene Protoplasmahof und der periphere Pronucleus der Säugethiere einander homolog sind. Dieser Vergleich ist aber ein irriger und würde derselbe gar nicht haben aufgestellt werden können, wenn VAN BENEDEN sich an meine Angaben und Abbildungen gehalten hätte. Denn wie aus denselben hervorgeht, entspricht nicht der Protoplasmahof, sondern der in ihm liegende Spermakern dem peripheren Pronucleus des Säugethiereies und zwar aus folgenden Gründen.

Nach VAN BENEDEN ist der periphere Pronucleus ein kleiner, homogener Körper, welcher wie eine Vacuole aussieht, sich in Carmin und Haematoxylin färbt und daher aus Kernsubstanz besteht. Ganz die gleichen Angaben habe ich vom Spermakern gemacht und habe ich noch besonders hervorgehoben, dass sein Verhalten gegen Carmin für seine Kernnatur beweisend sei. VAN BENEDEN vergleicht ferner den Pronucleus den von AUERBACH bei Nematoden beschriebenen

Kernbildungen. Denselben Vergleich habe ich mit dem Spermakern angestellt.

An einer Homologie dieser beiden Bildungen kann daher wohl kein Zweifel bestehen und fallen hiernit auch die Einwände hinweg, welche VAN BENEDEN, auf einer falschen Voraussetzung fussend, gegen meine Deutung erhoben hat.

## Zusammenfassung der Ergebnisse.

Im Laufe dieser Untersuchungen sind wir mit so vielen verschiedenartigen Beobachtungen und Ansichten bekannt geworden, dass ich es für dienlich halte am Schlusse dieser Betrachtungen noch einmal im Zusammenhang die Auffassung vorzutragen, welche ich mir von den ersten Entwicklungsvorgängen, namentlich im Ei des Toxopneustes, der Hirudineen, der Amphibien und verwandter Thierarten gebildet habe. Wie weit diese Auffassung sicher gestellt ist oder noch des Beweises bedarf, wird Jeder leicht aus den vorausgegangenen Beobachtungen und kritischen Erörterungen entnehmen können.

Meine Betrachtung beginne ich mit dem unreifen Ei. Dasselbe wird durch den Besitz des Keimbläschens characterisirt und fällt mir daher zunächst die Aufgabe zu, den Begriff desselben scharf zu formuliren.

Wenn wir die unreifen Eier der verschiedensten Thiere untereinander vergleichen, so zeigt das Keimbläschen ein durchaus eigenartiges Gepräge. Vor allen thierischen Zellkernen ist es stets durch seine relativ ansehnliche Grösse ausgezeichnet, stets setzt es sich aus verschiedenartigen Theilen zusammen, indem wir an ihm eine deutlich begrenzte Membran, einen mehr oder minder flüssigen Inhalt, den Kernsaft, und in diesem einen oder mehrere aus Kernsubstanz bestehende Körper, die Nucleoli, unterscheiden können. Ich halte es nun für durchaus geboten, den Begriff »Keimbläschen« nur so lange für den Kern der Eizelle anzuwenden, als er uns in dem eben beschriebenen Zustand entgegentritt. Denn dadurch, dass man vielfach das stets kleinere und homogene Kerngebilde des reifen Eies, oder gar den durch Verschmelzung mehrerer Kerne entstehenden Kern der ersten Furchungskugel auch Keimbläschen benannt hat, ist nur Verwirrung auf diesem Forschungsgebiet herbeigeführt worden.

Bei dieser Characteristik muss indessen noch hervorgehoben



werden, dass die Keimbläschen der verschiedenen Organismen trotz aller Uebereinstimmung auch beträchtliche Abweichungen untereinander darbieten. Von diesen werden alle oben genannten Bestandtheile betroffen. Bald ist die Kernmembran derber, bald sehr zart, bald ist der Kernsaft sehr flüssig, bald mehr gallertartig und reich an protoplasmatischen Bestandtheilen. Im ersten Fall imbibirt er sich in Carmin fast gar nicht, im letzteren dagegen mehr oder minder stark. Ebenso zeigen sich in dem Massenverhältniss des Kernsaftes zur Kernsubstanz die grössten Differenzen und hierdurch wird wieder die abweichende Grösse der einzelnen Keimbläschen bedingt.

Andere Verschiedenheiten entstehen, indem zu den constanten Bildungen hie und da accessorische Bestandtheile hinzukommen, ein protoplasmatisches Fadennetz oder kleine in der Umgebung des Nucleolus liegende Kügelchen, die sogenannten Nebennucleoli. Der wichtigste Unterschied aber gibt sich uns in dem Verhalten der Nucleoli zu erkennen, deren Zahl von eins bis auf mehrere hundert sich belaufen kann. Nach diesem Merkmal kann man die Keimbläschen mit AUERBACH in uni- und multinucleoläre eitheilen.

Treffende Beispiele für diese verschiedenen Kerntypen haben wir in den vorausgegangenen Untersuchungen kennen gelernt und verweise ich zur Vergleichung auf die Beschreibung und Abbildung des Keimbläschens von *Toxopneustes*, von *Haemopsis* und *Rana*.

Das Keimbläschen in der eben festgesetzten Bedeutung wird, wie jetzt wohl allgemein anerkannt ist, nicht zum Kern der ersten Furchungskugel. Bei vielen Thieren, wie z. B. auch den oben genannten, geht es schon innerhalb der Geschlechtsorgane geraume Zeit vor der Befruchtung, bei anderen wiederum erst während derselben als morphologisches Gebilde zu Grunde. Die Veränderungen, welche sich hierbei beobachten lassen, können wir als Reifungserscheinungen des Eies zusammenfassen. Dieselben laufen im Wesentlichen darauf hinaus, dass die während des Eiwachstums hoch differenzirte Kernform kurz vor dem Eintritt der Embryonalentwicklung wieder eine primitive Beschaffenheit annimmt, um bei der Zelltheilung in Function treten zu können. Bei dieser Verjüngung entledigt sich der Kern aller derjenigen Bestandtheile, welche erst durch nachträgliche Differenzirung entstanden sind: der Membran, des Fadennetzes, des im Ueberschuss angesammelten Kernsaftes. Alles dies sind Stoffe, welche während des Ruhezustandes des Kernes eine Rolle spielen, indem sie theils zum Schutz theils zur Ernährung der eigentlich activen Kerntheile, der Nucleoli, dienen. Dagegen bleibt bei der Auf-

lösung des Keimbläschens die active Kernsubstanz oder nur ein Theil derselben erhalten und bildet, vielleicht noch mit einem geringen Theil des Kernsaftes, einen neuen Kern, derselbe unterscheidet sich vom Keimbläschen durch seine beträchtlich geringere Grösse, durch den Mangel einer besondern vom Inhalt stofflich verschiedenen Membran. sowie dadurch, dass Kernsubstanz und Kernsaft sich gegenseitig durchdringen, echte Nucleoli daher fehlen. Mit einem Wort, wie wir im Keimbläschen den Typus einer differenzirten Kernform, so haben wir in diesem neuen Kern den Typus einer primitiven Kernform vor uns. Alle nach dem Schwund des Keimbläschens im unbefruchteten Ei auftauchenden Kernbildungen erachte ich einander gleichwerthig und lege denselben den Namen Eikern bei.

Die Reifungserscheinungen des Eies, die Auflösung des Keimbläschens und die Bildung des Eikerns, verlaufen nicht bei allen Thieren in der gleichen Weise, sondern gestalten sich verschiedenartig nach dem Differenzierungsgrad des ausgebildeten Keimbläschens, welches, wie wir oben gesehen haben, sehr mannigfach beschaffen sein kann. Auch der spätere oder frühere Eintritt der Befruchtung und die Hervorknospung der Richtungskörper üben auf den Gang und die Art der Veränderungen einen merklichen Einfluss aus.

Wenn das Keimbläschen wenig differenzirt und von geringer Grösse ist, so kann ein primitiver Zustand schon einfach dadurch hergestellt werden, dass die Kernsubstanz sich gleichmässig im Kernsaft vertheilt und dass die Kernmembran, wo sie vorhanden ist, aufgelöst wird. Ein solcher Fall scheint nach den Angaben von STRASBURGER bei den Coniferen vorzuliegen, wo die Kernspindel dem gesammten, an die Oberfläche gerückten Keimbläschen entspricht. Bei thierischen Objecten dagegen treten wohl durchgängig stärkere Umwandlungen ein.

Die Eier des *Toxopneustes*, der Hirudineen und der Amphibien bieten uns drei Beispiele dar, an welchen wir einen verschiedenartigen Verlauf der Reife des Eies haben beobachten können. Unter diesen haben wir die einfachsten Verhältnisse offenbar bei *Toxopneustes* angetroffen. Hier erleidet das Keimbläschen zur Reifezeit des Eies eine regressive Metamorphose und wird durch Contractionen des Protoplasma an die Dotteroberfläche getrieben. Seine Membran löst sich auf, sein Inhalt zerfällt und vertheilt sich gleichmässig, der Keimfleck aber bleibt, wie es scheint, unverändert erhalten, gelangt in die Dottermasse selbst hinein, wo er meist in das Centrum zu

liegen kommt und wird hier zum bleibenden Kern des reifen, befruchtungsfähigen Eies.

Von dem hier geschilderten Verlauf weichen die am Keimbläschen der Hirudineen eintretenden Veränderungen in charakteristischer Weise ab. Dieselben sind augenscheinlich dadurch modificirt worden, dass ein accessorischer Entwicklungsvorgang, die Hervorknos-  
 pung der Richtungskörper unmittelbar nach der Eiablage noch vor der Befruchtung sich abspielt. In Folge dessen entsteht bei den Hirudineen nicht wie bei *Toxopneustes* ein kleiner, homogener und rundlicher, sondern ein spindelförmig differenzirter Eikern, und zwar noch während der Auflösung des Keimbläschens, indem der Keimfleck in grössere und kleinere Granula zerfällt, aus welchen die Spindelfasern sich differenziren.

Sehr abweichend von diesen beiden Fällen verläuft die Reife des Eies bei den Amphibien. Das ausnehmend grosse Keimbläschen rückt wie bei *Toxopneustes* an die Oberfläche des Eies vor, löst sich auf und vertheilt sich. Von der gesammten ansehnlichen Masse der Kernsubstanz geht indessen nur ein sehr kleiner Theil, sei es ein einziger Nucleolus oder deren mehrere in den unansehnlichen Eikern über, der erst auf einem späteren Entwicklungsstadium wahrgenommen werden konnte. Es liegt hier ein modificirter Vorgang vor, der durch die multinucleoläre Beschaffenheit des Keimbläschens bedingt wird.

Von den Theilen des Keimbläschens, welche nach der Auflösung in den Eikern nicht übergehen, scheinen einige für die Eizelle in vielen Fällen nicht mehr brauchbar zu sein. Sie werden daher durch Contractionen des Protoplasma, sei es vor, sei es während der Befruchtung nach aussen entleert und bilden hier die zwischen Dotter und Eihülle hie und da beschriebenen Excretkörper und Excretkügelchen. Bei den Amphibien wird eine derartige entleerte Masse, Reste der Grundsubstanz des Keimbläschens, als ein gelblich gefärbter schleierförmiger Ueberzug am schwarzen Eipol angetroffen.

Jedem der drei von mir genauer untersuchten Fälle können wir aus der Literatur leicht eine Anzahl weiterer Beispiele anreihen, wo ähnliche Verhältnisse vorzuliegen scheinen. Wie bei *Toxopneustes*, verhalten sich offenbar die Eier der Medusen und Siphonophoren<sup>1)</sup>,

<sup>1)</sup> „Schon vor einigen Jahren hat der dänische Naturforscher E. MÜLLER\*, bei Untersuchung der Eier von *Hippopodius leueus* die Ansicht ausgesprochen, dass der Kern des reifen Eies vom Keimfleck des sich auflösenden Keimbläschens herrührt. Ich mache hier auf diese Untersuchung noch besonders auf-



der Ascidien, einiger Würmer, Arthropoden etc. Im reifen aber noch unbefruchteten Zustand besitzen dieselben einen kleinen, homogenen und membranlosen Eikern, der entweder die Mitte des Dotters einnimmt oder an seiner Peripherie angedrückt liegt und dann die Form einer kleinen Halbkugel angenommen hat. Den Hirudineen dagegen gleichen die Gastropoden, ferner wohl auch die Heteropoden und Pteropoden, einige Abtheilungen der Würmer etc. Hier trifft man am reifen Ei meist an seiner Oberfläche einen kleinen, spindelförmig differenzirten Zellkern. An die Amphibien aber schliessen sich die Fische und Reptilien, deren Eier, wie beim Frosch, mit einem multinucleolären Keimbläschen versehen sind.

Nach dem Ablauf der Reifeerscheinungen, der Auflösung des Keimbläschens und der Bildung des Eikerns erleiden die Eier des *Toxopneustes* und der Amphibien bis zum Eintritt der Befruchtung keine weiteren Veränderungen. Dagegen spielt sich bei den Hirudineen und anderen Thierarten vorher im Ei noch ein Vorgang ab, dessen Bedeutung noch nicht aufgeklärt ist. An der Oberfläche des Eies tritt zweimal eine Zellknospung ein, indem zweimal der Eikern sich theilt und jedesmal ein Protoplasmakügelchen (der sogenannte Richtungskörper, *globule polaire*) sich abspinnirt. Es bleibt daher hier nur ein Theil des Eikerns in dem jetzt befruchtungsfähigen Ei zurück.

Die Befruchtungserscheinungen verlaufen in allen drei von mir untersuchten Fällen, und, wie es scheint, im Thier- und Pflanzenreich überhaupt, in ziemlich übereinstimmender Weise.

Bei *Toxopneustes* dringt unmittelbar nach dem Zutritt von Samenflüssigkeit ein einzelnes Spermatozoon in das reife Ei ein und sein Körper wandelt sich hier in ein ganz kleines, dichtes Körperchen, den Spermakern, um, welcher in seiner Umgebung die Bildung eines homogenen Protoplasmahofes und einer Strahlenfigur veranlasst. Der Spermakern wandert in 10–15 Minuten nach dem central gelegenen Eikern zu und verschmilzt mit ihm, ohne eine erhebliche Veränderung zuvor erlitten zu haben.

Bei *Rana temporaria* erfolgt der Eintritt des befruchtenden Spermatozoon in den Dotter stets am schwarzen Pol zur Seite des schleierförmig ausgebreiteten Excretkörpers auf der vom Eikern ab-

merksam, da ich sie in meiner Arbeit über *Toxopneustes* bei Besprechung gleichlautender Literaturangaben übersehen habe.

\*) E. MÜLLER. Naturhistorisk. Tidskrift. Bd. 7. 1871.

gewandten Eihälfte. Der kleine Kern des Spermatozoon umgibt sich wie bei *Toxopneustes* mit einem homogenen Protoplasmahof und einer Strahlenfigur, die hier wegen der in ihr enthaltenen Pigmentkörnchen deutlich wahrnehmbar ist. Indem der Spermakern tiefer in den Dotter langsam eindringt, nimmt er bis zur Verschmelzung mit dem Eikern an Umfang beträchtlich zu und erhält eine blasenförmige Beschaffenheit. Eine Pigmentstrasse bezeichnet den von ihm zurückgelegten Weg.

Bei den Hirudineen endlich macht sich die Anwesenheit eines Samenfadens im Ei erst nach der Abschnürung des ersten Richtungskörpers bemerklich. Der zunächst peripher gelegene Spermakern mit seinem Protoplasmahof und seiner Strahlenfigur dringt nach dem Centrum des Eies vor und verharret hier, bis dass die Bildung des zweiten Richtungskörpers vollendet ist. Dann vergrößert sich allmählig sein Umfang, wie bei *Rana temporaria*, ganz beträchtlich, während der gleichfalls im Wachsen begriffene Eikern ihm von der Peripherie entgegenrückt. Auf einem gewissen Entwicklungsstadium finden wir daher bei den Hirudineen gerade das entgegengesetzte Lageverhältniss der beiden Kerne als bei *Toxopneustes* vor. Bei letzterem liegt der Eikern, bei den Hirudineen der Spermakern im Centrum des Eies, bei *Toxopneustes* wandert der männliche, bei den Hirudineen der weibliche Kern von der Peripherie nach der Mitte zu. Wie leicht ersichtlich ist, hängt diese Verschiedenheit mit der Hervorknospung der Richtungskörper auf das Innigste zusammen.

In den drei von mir untersuchten Fällen findet der Befruchtungsact in gleicher Weise dadurch seinen Abschluss, dass durch die Verschmelzung der zwei geschlechtlich differenzirten Kerne, des Ei- und Spermakerns, der Furchungskern gebildet wird.

Mühlhausen, September 1876.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel I.

Alle Präparate wurden mit Osmiumsäure und Carmin behandelt. Fig. 1—5 gehören Haemopis, Figur 6 Nephelis an. 500fache Vergrößerung.  
(ZEISS F. Oc. 2)

Fig. 1. Unreifes Eierstocksei von Haemopis.

a. Bindegewebsstiel.

Fig. 2. Eierstocksei, dessen Keimbläschen in Umwandlung begriffen ist.

Fig. 3. Eierstocksei mit central liegender Kernspindel.

Fig. 4. Eierstocksei mit peripher liegender Kernspindel.

Fig. 5. Abgelöstes, in der Flüssigkeit des Eierstocks schwimmendes Ei, das in Rückbildung begriffen ist.

Fig. 6. Ei von Nephelis 50 Minuten nach Ablage des Cocons, der erste Richtungskörper schnürt sich ab.

### Tafel II.

Alle Präparate wurden mit 1% Essigsäure und dann mit absol. Alkohol behandelt, darauf mit Glycerin aufgehellt. Fig. 1, 2, 3, 4, 6 gehören Nephelis, Fig. 5 Haemopis an. 500fache Vergrößerung. (ZEISS F. Oc. 2.)

Fig. 1. Ei von Nephelis. 25 Minuten nach der Eiablage. Peripher liegende Spindel mit mittlerer Verdichtungszone.

Fig. 2. Ei, 35 Minuten nach der Eiablage. Hügelartige Hervorwölbung des Protoplasma zur Bildung des ersten Richtungskörpers. Spindel mit zwei seitlichen Verdichtungsstellen.

Fig. 3. Ei, 3/4 Stunde nach der Eiablage. Abschnürung des ersten Richtungskörpers.

Fig. 4. Ei, 1 1/2 Stunde nach der Eiablage. Der erste Richtungskörper ist gebildet und enthält eine Spindelhälfte, die andere Spindelhälfte mit ihrem Strahlenkranz liegt in der Eiperipherie. Am entgegengesetzten Pol ist ein isolirtes Strahlensystem erschienen.

Fig. 5. Eierstocksei von Haemopis. Uebergangsstadium zur Spindelbildung.

Fig. 6. Ei von Nephelis, 2 Stunden nach der Eiablage. An Stelle der Spindelhälfte ist wieder eine völlig ausgebildete Spindel mit Strahlung an jedem Ende vorhanden. Der erste Richtungskörper und die isolirte Strahlenfigur haben sich nicht verändert.



Tafel III.

Alle Präparate wurden mit 1% Essigsäure und dann mit absol. Alkohol behandelt, darauf mit Glycerin aufgehellt. Fig. 1—6 gehören *Nephelis* an.  
500fache Vergrößerung. (ZEISS F. Oc. 2.)

- Fig. 1. Ei von *Nephelis*.  $2\frac{1}{2}$  Stunde nach der Eiablage. Hügelartige Hervorwölbung des Protoplasma zur Bildung des zweiten Richtungskörpers. In der Spindel hat sich die mittlere Verdichtungszone in die zwei seitlichen gespalten. Die Strahlung der isolirten Radienfigur ist deutlicher geworden.
- Fig. 2. Ei,  $2\frac{1}{2}$  Stunde nach Eiablage, Abschnürung des zweiten Richtungskörpers. Derselbe enthält eine Spindelhälfte, die andere Spindelhälfte mit ihrem Strahlenkranz liegt in der Eiperipherie. Das isolirte Strahlensystem ist in das Centrum des Eies gerückt.
- Fig. 3. Ei,  $2\frac{3}{4}$  Stunde nach Eiablage. In zweiten Richtungskörper und an der Eiperipherie ist ein Haufen kleiner Vacuolen aus der Verdichtungszone jeder Spindelhälfte entstanden. Ebenso ist eine kleine Kernvacuole im Mittelpunkt des isolirten Strahlensystems bemerkbar.
- Fig. 4. Ei, 3 Stunden nach Eiablage. Die peripheren Kernvacuolen haben sich vergrößert und sind verschmolzen zu einem gelappten Kern. Der centrale Kern hat sich vergrößert. Der erste Richtungskörper hat sich eingeschnürt.
- Fig. 5. Ei,  $3\frac{1}{2}$  Stunde nach Eiablage. Die beiden Kerne haben sich beträchtlich vergrößert und sind im Centrum des Eies zusammengetreten. Der zweite Richtungskörper enthält eine einfache Kernvacuole.
- Fig. 6. Ei, 4 Stunden nach Eiablage. Der Furchungskern hat sich zur Spindel umgewandelt.

Tafel IV.

Alle Figuren stellen Eier von *Rana temporaria* dar.

- Fig. 1. Keimbläschen von einem mittelgrossen Ei in Jodserum isolirt. Bei 500facher Vergrößerung (ZEISS F. Oc. 2) gezeichnet.
- Fig. 2. Theil eines Querschnitts durch ein Ei, 1 Stunde nach Befruchtung. Pigmentstrasse mit Spermakern (*s*). Dem dunkeln Eipol ist der Excretkörper (*a*) aufgelagert. Bei 500facher Vergr.
- Fig. 3. Theil eines Querschnitts durch ein Ei  $1\frac{3}{4}$  Stunde nach Befruchtung. Pigmentstrasse mit Spermakern (*s*). Bei 500facher Vergr.
- Fig. 4. Stückchen vom Eierstocksstroma mit einem PFLÜGER'schen Eischlauch. Dotterkern (*g*) in den grösseren Eiern sichtbar.
- Fig. 5. Theil eines Querschnitts durch ein Ei 2 Stunden nach Befruchtung. Ei- und Spermakern (*e* u. *s*) sind einander bis zur Berührung genähert. Bei 500facher Vergr.
- Fig. 6. Durchschnitt durch ein Ei einige Monate vor der Reife. Das Keimbläschen (*k*) rückt nach dem dunkeln Pol empor. Durch Schrumpfung des Keimbläschens in Folge von Alkoholhärtung ist der Hohlraum (*b*) entstanden.
- Fig. 7. Durchschnitt durch ein Ei kurz vor seinem Uebertritt in die Bauch-

- höhle. Das Keimbläschen (*k*) liegt ganz oberflächlich. Ein heller Fleck (*c*) nimmt die alte Stelle des Keimbläschens ein.
- Fig. 8. Theil eines Durchschnitts durch ein in Theilung begriffenes Ei. 3 $\frac{1}{2}$  Stunde nach Befruchtung. Aus der durch Theilung entstandenen Spindelhälfte hat sich ein Haufen von Kernvacuolen (*v*) gebildet. Bei 500facher Vergr.
- Fig. 9. Theil eines Durchschnitts durch ein Ei, 1 $\frac{1}{2}$  Stunde nach Befruchtung. Der Eikern (*e*) ist von Dotterplättchen unmittelbar umgeben. Bei 500facher Vergr.
- Fig. 10. Ein grosser Keimfleck aus einem kleinen Keimbläschen eines noch durchsichtigen Eies. Bei 500facher Vergr.
- Fig. 11. Theil eines Durchschnitts durch ein Ei, 2 $\frac{1}{2}$  Stunde nach Befruchtung. Ei- und Spermakern (*e* u. *s*) platten sich an ihren Berührungsflächen gegenseitig ab. Bei 500facher Vergr.
- Fig. 12. Theil eines Durchschnitts durch ein Ei, 2 $\frac{1}{2}$  Stunde nach Befruchtung. Ei- und Spermakern sind zum Furchungskern (*F*) verschmolzen. In seiner Umgebung liegen einzelne Fettkügelchen (*f*). Bei 500facher Vergr.
- Fig. 13. Durchschnitt durch ein Keimbläschen einige Monate vor der Reife. (Vergrösserung: ZEISS C. Oc. 2.)
- Fig. 14. Stück eines Durchschnitts durch die Dotterhaut, in welche Spermatozoen (*Sp*) eingedrungen sind.

## Tafel V.

- Fig. 1 stellt ein Ei von *Rana esculenta*, Fig. 2—6 von *Rana temporaria* dar.
- Fig. 1. Durchschnitt durch ein Ei von *Rana esculenta* kurz vor seinem Uebertritt in die Bauchhöhle. *K*, Keimbläschen. *N*, Keimfleck.
- Fig. 2. Durchschnitt durch ein Ei von *Rana temporaria* aus dem Eileiter.
- Fig. 3. Durchschnitt durch ein Ei, 1 Stunde nach Befruchtung. Die Pigmentstrasse mit dem Spermakern ist sichtbar. Dem dunkeln Pol liegt der Exeretskörper (*a*) auf.
- Fig. 4. Durchschnitt durch ein Ei 1 $\frac{1}{2}$  Stunde nach Befruchtung. Eikern und Spermakern liegen in geringer Entfernung von einander.
- Fig. 5. Durchschnitt durch ein Ei, 2 $\frac{1}{2}$  Stunde nach Befruchtung. Eikern und Spermakern liegen dicht an einander.
- Fig. 6. Durchschnitt durch ein Ei, dessen Zweitheilung begonnen hat.

# Die Feststellung der Röhrenknochen in den Gelenken und die Knochenform.

Von

**A. Rauber**

ao. Professor in Leipzig.

---

Mit 1 Holzschnitt.

Wenn man gegenwärtig zur Erklärung der mannigfaltigen Formen, die das Knochen- und Knorpelgerüst des Wirbelthierleibes aufzeigt, nicht sowohl auf die Untersuchung der physiologischen Leistungen dieser Systeme hingewiesen ist — denn sie setzen die bestehenden Formen schon voraus statt sie zu erklären —, sondern auf die vergleichend anatomische Beurtheilung des Formzusammenhanges innerhalb der Wirbelthierreihe einerseits, andererseits auf den deuterogenetischen (ontogenetischen) Entwicklungsprocess, so widerstrebt es nicht dem Inhalt und Wesen beider erklärender Richtungen, die Knochenformen mit Rücksicht auf die mechanischen Gesetze, die sich darin aussprechen, zu betrachten. Unterscheiden sich jene beiden Richtungen auch durch das Object der Forschung, so haben sie doch das gemeinsame Ziel, die Ursachen aller Gestaltung sowohl als ihrer Verschiedenheiten kennen zu lernen. Auch das Folgende liegt vollkommen im gemeinsamen Bereich beider. Denn ist die Leistung des Knochengerüstes für den Organismus wesentlich eine statische und mechanische, so werden seine Formen keine willkürlichen sein, sondern nur im Zusammenhang mit den physikalischen Gesetzen sich stammesgeschichtlich wie deuterogenetisch entwickeln müssen, die dessen Leistung bedingen; sie werden jenen Gesetzen nicht widersprechen dürfen.



Man kann noch weitergehen und behaupten, es werde, da das Knochengerüst zu einem wesentlichen Theil als passives Bewegungswerkzeug sich geltend macht, schon von vornherein ein inniges Verhältniss zwischen seiner Form und den Kräften der als actives Bewegungswerkzeug auftretenden Musculatur zu erwarten sein. Weiterhin wird deshalb auch das Princip der gegenseitigen Beeinflussung der Organsysteme und Organe, der Kampf der Organe um das Dasein, wie man es nennen könnte, der phyletischen Erklärung der vorhandenen Formen nicht widersprechen können, sondern als Theilerscheinung innerhalb der Gesamtentwicklung einen Platz finden.

Betrachtungen dieser Art sind nun insbesondere in dem Falle gerechtfertigt, wenn sie das Verständniss der Formentfaltung im Bereich des uns interessirenden Organsystems und der Metamorphosen desselben theils zu erweitern, theils zu erleichtern vermögen. So wird, um ein Beispiel zu gebrauchen, die Metamorphose des Brustflossenskeletes der Selachier zum Skelet der Vorderextremität der höheren Wirbelthiere, wie sie GEGENBAUR's Theorie aufstellte, nicht vor sich gegangen sein können ohne genaue, von Seiten der Natur vollzogene physikalische Rücksichtnahme des Wechsels der Knorpel- in die Knochensubstanz. Wäre doch eine Reduction, wie sie uns hier entgegentritt, und eine relative Verlängerung der gebliebenen Theile unmöglich zu Stande gekommen ohne Aenderung des Materials des Gerüstes. Mit dem Uebergang zur Verwendung der Knochensubstanz war der schaffenden Bewegung sofort die Möglichkeit viel grösserer Freiheit gegeben. Die physikalischen Eigenschaften des neuen Materiales gestatteten sofort die Production eines Formenreichthums und eine Formverwendung, welche der Knorpel niemals zugelassen hätte. Nur bei den Embryonen der Thiere mit knöchernem Gerüst sehen wir ihn noch ausgedehnt zur Verwendung kommen, während späterhin das Knochengewebe ihn grösstentheils verdrängt und nur an solchen Orten belässt, wo er seinen Eigenschaften gemäss nützliche Dienste leistet. Hier aber bleibt er bestehen selbst an den äussersten Knochenenden, ungeachtet der heftigen Einwirkungen, die ihn treffen, in der Rolle eines Puffers seine frühere morphologisch grössere Existenz noch fortsetzend.

Eine mechanische Form-Analyse der Knochen nimmt ihren einfachsten und zweckmässigsten Ausgangspunct von den Röhrenknochen. Es handelt sich demgemäss, da letztere vorzugsweise als Stützsäulen Verwendung finden, um die Aufgabe zuzusehen ob und inwieweit in der äusseren Gestalt der Röhrenknochen diejenigen For-

men realisirt sind, welche die Theorie der Strebfestigkeit erfordert. Für die Untersuchung eignen sich alle Röhrenknochen, die des Menschen vorzüglich darum, weil bei ihnen die Gelenkmechanismen am sorgfältigsten erforscht sind, während eine vergleichende Gelenklehre mehr oder weniger noch fehlt. Die unteren Extremitäten dienen mir für das Folgende als Grundlage.

Ueber die Strebfestigkeit der Knochen habe ich schon am Schlusse meiner Abhandlung über Elasticität und Festigkeit der Knochen eine kurze Mittheilung gemacht. Von einer weiteren Behandlung des Gegenstandes musste jedoch damals, da noch mehrere schwierige Punkte der Erledigung harften, abgesehen werden. Indessen beschäftigte mich das interessante Verhältniss zu gelegener Zeit und vermag ich nunmehr die dort gelassenen Lücken auszugleichen.

Es folgen zunächst neue Versuche über die Strebfestigkeit von Knochenstäben mit Beziehung auf den Einfluss der Befestigungsart belasteter Säulen auf ihre Festigkeit. Hierauf finden der Einfluss der Form und die Säulen gleicher Strebfestigkeit Berücksichtigung, welcher eine Untersuchung der Gestalt der Röhrenknochen, ihrer Feststellung in den Gelenken und die abzuleitenden Schlussfolgerungen sich anreihen. Der Einfluss des Materiales liegt zu sehr auf der Hand, als dass er einer besonderen Auseinandersetzung bedurfte. Man berechne, welche Dicke z. B. das Oberschenkelbein des erwachsenen Menschen besitzen müsste, wenn es, gleiche Leistung als Stützsäule vorausgesetzt, aus Knorpel bestünde! Es wäre ein unförmlicher, unbrauchbarer Klumpen.

## 1. Einfluss der Befestigungsart der Säulen auf ihre Strebfestigkeit.

Unter Strebfestigkeit versteht man diejenige Festigkeit, welche ein säulenförmiger Körper seiner Zerknickung durch parallel mit der Längsaxe wirkende Druckkräfte entgegenstellt. Es ist hierbei ein solcher Körper, wie als bekannt vorausgesetzt werden muss, nicht allein auf seine rückwirkende Festigkeit, sondern auch auf Biegung in Anspruch genommen und gerade in dem Hinzutreten der Biegung ruht das Gefährliche der Anordnung. Bei zunehmender Länge oder Belastung tritt sehr bald der Zustand ein, dass der Einfluss der Biegung den der reinen Zusammendrückung übertrifft und

die Säule in Folge der Biegung zerknickt, bevor noch der Festigkeitswerth für reine Zerdrückung erreicht ist. Die Biegungsfähigkeit ist jedoch sehr verschieden je nach der Befestigungsart der Säule und ist letztere darum genauer in das Auge zu fassen.

Am einfachsten liegt das Verhältniss in folgender Anordnungsweise<sup>1)</sup>:

I. Fall. (Fig. 1 des Holzschnittes der folgenden Seite.)

Die Säule, welche in ihrer ganzen Länge gleichen Querschnitt besitzt, wird an ihrem unteren Ende festgehalten, während ihr oberes belastetes Ende nach jeder Seite frei ausweichen kann. Die durch die eintretende Biegung am meisten gefährdete Stelle liegt unten, am Befestigungspunct der Säule. Man nennt diesen Punct den Bruchpunct oder Bruchquerschnitt.

II. Fall. (Fig. 2.)

Es ergibt sich sofort, dass, wenn man in Fall I das obere Säulenende bloß am seitlichen Ausweichen verhindert, ohne es einzuklemmen, die Biegungsverhältnisse eine bedeutende Aenderung erfahren, die auf die Festigkeit der Säulen sehr günstig zurückwirken muss. Während im vorigen Fall bei eingetretener Biegung das obere Säulenende am weitesten seitlich ausweicht, nähert sich diese Stelle nunmehr der Säulenmitte, der Hebelarm der Last ist ein kleinerer gewor-

<sup>1)</sup> Man vergleiche WEISBACH, Ingenieur- und Maschinenmechanik, die Tragkraft langer Säulen.

Bedeutet  $P$  die den Bruch herbeiführende Belastung,  $l$  die Länge der Säule,  $W$  das Biegemoment, wie es sich aus der Form des Querschnittes ergibt,  $E$  den Elasticitätsmodul der Substanz, so haben wir

$$\text{für Fall I} \quad P = \left(\frac{\pi}{2l}\right)^2 WE.$$

$$\text{-- -- II} \quad P = 2\pi^2 \frac{WE}{l^2}.$$

$$\text{-- -- III} \quad P = 4\pi^2 \frac{WE}{l^2}.$$

$$\text{-- IV} \quad P = \pi^2 \frac{WE}{l^2}.$$

Bedeutet  $s$  die Seite des quadratischen Querschnittes, so ist  $W = \frac{s^4}{12}$ .

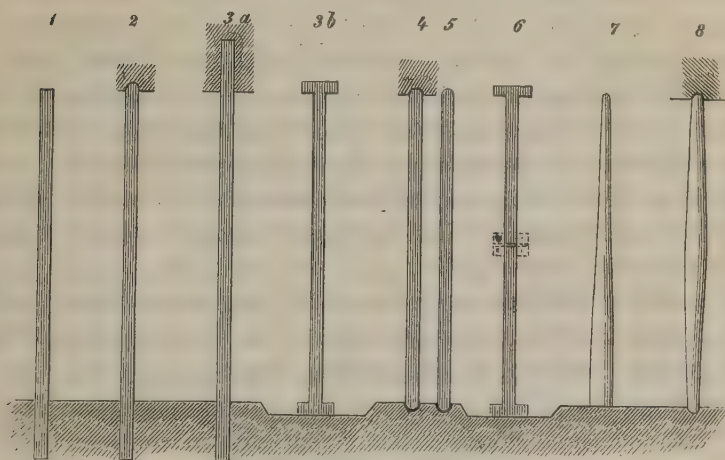
Elasticitätsmodul des Knochens rund  $= \frac{2000 \text{ Kgr.}}{\square \text{ Mm.}}$ ; des Knorpels  $= 0.875$ .



den. Theoretisch erfährt die Strebfestigkeit der Säule durch diese Veränderung eine achtfache Steigerung gegenüber Fall I.

### III. Fall. (Fig. 3a und 3b.)

Wird an derselben Säule nicht blos das untere, sondern beide Enden eingeklemmt, oder sind beide Enden rechtwinklig zur Axe begrenzt, so dass die Säule bei der Biegung sich an beiden Befestigungsstellen tangential an die Kraft- richtung anschliessen muss, so wird die Festigkeit die 16fache von Fall I. HODGKINSON's Versuche ergaben 12malige Er- höhung. Der Bruchpunct liegt in der Mitte der Säule.



### IV. Fall. (Fig. 4.)

Wird die Säule weder am unteren noch am oberen Ende eingeklemmt, sondern sind ihre beiden Enden abgerundet und nur am seitlichen Ausweichen gehindert, während Bie- gungen der Enden Platz greifen können, so ist die Streb- festigkeit der Säule 4 mal so gross als im Fall I. Der Bruch- punct liegt in der Mitte.

Die folgenden beiden Fälle enthalten keine neue Befestigungs- art, sondern lassen sich auf die vorausgehenden zurückführen. Sie sind jedoch bezüglich der Befestigungsart der Knochen gleichfalls von Bedeutung und finden hier ihre zweckmässigste Stelle.

Sind beide Enden der Säule nicht eingeklemmt, sondern abge- rundet, beide Enden am seitlichen Ausweichen nicht gehindert, so folgt die einer Belastung ausgesetzte Säule dem Fall IV natürlich

nur so lange, bis die seitliche Ausweichung des oberen lastaufnehmenden Endes das Niederfallen der Säule bewirkt, ohne dass ein Bruch erfolgt (Fig. 5).

Stehen zwei gleich lange Säulen senkrecht aufeinander, so dass sie sich in der Mitte berühren, und ist oberes und unteres Ende der Säulencombination festgeklemt, so ist Annäherung an eine einzige oder zwei Säulen von Fall III oder an zwei Säulen von Fall I gegeben, je nach der mittleren Befestigungsart Fig. 6'.

Es lag nahe, auch durch directe Versuche sich über den Einfluss der Befestigung auf die Strebfestigkeit zu unterrichten; umso mehr als die schon früher mitgetheilten Versuche dieser Art ihrer Anordnung nach Mischformen zwischen III und IV, doch näher an III liegend, darstellen. Die senkrecht begrenzenden Endflächen erscheinen daselbst als nicht ausgedehnt genug, um Fall III völlig zu entsprechen, während die fehlende Abrundung noch mehr von Fall IV entfernte. Es trat indessen schon diese Mischform bei der gebrauchten Stäbchenlänge so nahe an den Festigkeitscoefficienten der reinen Zerdrückung heran, dass von der Anordnung III weiterhin Abstand genommen werden konnte. Die hier mitzutheilenden betreffen dagegen die Anordnung I und IV.

Sämmtliche Stäbchen stammen aus der compacten Substanz eines frischen menschlichen Oberschenkelbeins, aus dessen Längsrichtung sie in genauer Weise geschnitten worden waren.

### A. Befestigungsart I.

Zur allseitigen Feststellung des unteren Stäbchenendes diente ein für diesen Zweck hergerichteter Schraubstock. Die grösste Sorgfalt beanspruchte die genaue senkrechte Einstellung des Stäbchens. Dessen freies oberes Ende, welches abgerundet war, nahm einen mit einer Wagschale versehenen Bügel auf, in der Weise, dass es nach jeder Seite ungehindert ausweichen konnte. Die Unterfläche der Querplatte des Bügels trug in der Mitte eine leichte ausgerundete Vertiefung, mit welcher sie auf das abgerundete Stäbchenende zu liegen kam. Die Seitenspannen des Bügels hatten eine hinreichende Länge erhalten, um ihn sicher auf dem senkrecht gestellten Stäbchen balanciren zu lassen. Die Belastungen geschahen langsam steigend und mit möglichstem Ausschluss jeder Erschütterung.

Mit zunehmender Belastung erfolgte die Neigung des oberen

Endes nach einer der Seitenflächen und bei geringer Steigerung der Last, nachdem eine Neigung einmal eingetreten war, der Bruch des Stäbchens am unteren Ende. Die Bruchflächen erschienen zackig und waren nicht selten kleine Absplitterungen an denselben wahrzunehmen.

Freie Stäbchenlänge 30 Millimeter; quadratischer Querschnitt von 2 Mm. Seite.

9 Versuche. Der Bruch erfolgte je durch die Belastung mit 7.5, 7, 6.4, 8, 7.6, 7.2, 5.4, 7.4 u. 6.6 Kilogrammen; = 7 Kgr. im Mittel.

#### B. Befestigungsart IV.

Als Druckapparat diente der am genannten Ort früher beschriebene Druckhebel, auf welchen ich hier verweisen muss. Das senkrecht gestellte Stäbchen, dessen beide Enden abgerundet worden waren, ward von einem ausgerundeten Grübchen der eisernen Unterlage wie von einer Gelenkpfanne aufgenommen. Die Unterfläche des Hebels selbst trug an der Stelle der Berührung des Stäbchens gleichfalls eine mit einer rundlichen Vertiefung versehene, kleine eiserne Platte. Der Hebelarm sowohl, wie auch die Unterlage können nicht aus der Ebene der Druckrichtung ausweichen; demnach besitzt das Stäbchen die gewünschte Befestigungsart.

Die angegebenen Festigkeitswerthe sind die von den Stäbchen wirklich erlittenen. Der Bruchpunct lag mehr oder weniger genau in der Mitte der Stäbchen.

Stäbchenlänge 30 Millimeter, quadratischer Querschnitt von 2 Mm. Seite.

18 Versuche. Die Zerknickung erfolgte durch je eine Belastung mit

32.5, 35.2, 29.5, 32.5, 34.8, 25.4, 32.4, 26, 36.5,  
29.2, 37, 24.8, 30.6, 32, 29.2, 36.5, 32.2 u. 34 Kilogr.  
= 31.6 Kgr. im Mittel.

Auf reine rückwirkende Festigkeit<sup>1)</sup> untersuchte Würfel dessel-

---

<sup>1)</sup> Bei dieser Gelegenheit mag die Wahrnehmung eine Stelle finden, wie wenig die auf absolute Festigkeit in Querrihtung zum Verlauf der HAVERSI-  
schen Säulen in Anspruch genommene Compacta im Vergleich zu der auf Längs-  
richtung beanspruchten zu leisten vermag. Querstäbchen, deren Herstellung  
aus dem Humerus des Rindes gelang, ergaben einen Festigkeitscoefficienten ge-



ben Knochens ergaben einen Festigkeitscoefficienten von 16: ein Würfel von 2 Mm. Kante ertrug demnach 64 Kgr.;

eine 30 Mm. lange Säule von dem Querschnitt des Würfels, bei

Befestigungsart IV = . . . . . 31.6 Kgr.<sup>1)</sup>;

eine ebensolche bei Befestigungsart I bloss . . . . . 7 -

Während dies Ergebniss der theoretischen Voraussetzung mit hinreichender Genauigkeit entspricht, so bleibt hinsichtlich der Befestigungsart III der wirkliche Festigkeitswerth hinter dem theoretischen zurück, wie die Berücksichtigung des Festigkeitscoefficienten für Zerdrückung deutlich macht. Uebertrifft doch dieser die Festigkeit des Stäbchens bei Befestigungsart IV nur um sie selbst.

## 2. Einfluss der Form auf die Strebfestigkeit.

Der Voraussetzung nach hatten die bisher betrachteten Säulen in ihrer ganzen Länge denselben Querschnitt. Der Bruchpunct lag an bestimmt vorauszusehender Stelle. Man wird aber alsbald auf den Gedanken kommen, die Säule in der Weise herzustellen, dass nicht an einer Stelle ein gefährlicher Querschnitt besteht, sondern dass jede Stelle der Säule gerade denjenigen Querschnitt erhält, welcher ihrer Spannung entspricht. Die Maximalspannung und mit ihr die Wahrscheinlichkeit eines Bruches wird bei einer nach diesem Princip gestalteten Säule an allen Stellen derselben zugleich erreicht werden. Man wird dadurch, dass man Material von einer Stelle wegnimmt, an welcher es minder werth, und an eine Stelle bringt, die besonders ausgesetzt ist, mit demselben Material eine grössere Wirkung erzielen können. Oder man wird, wenn eine grössere Wirkung nicht erfordert ist, Material ersparen können. Unter allen Formen verlangt gerade die gewollte die geringste Menge an Stoff bei grösster Wirkung. Mit der Material-Ersparniss verbindet sich aber auch das geringere Gewicht. Es finden deshalb im Maschinenwesen Körper von gleicher Streb- oder Zerknickungsfestigkeit, ebenso wie Körper von gleicher Biegungsfestigkeit vorzüglich Anwendung.

gen Zerreissung von 4.8; bei Längsstäbchen dagegen betrug er 10.1 Kgr. auf den Quadratmillimeter.

Ein übereinstimmendes Verhältniss zeigen die früher angegebenen Werthe der Schubfestigkeit für beide Druckrichtungen, während die Unterschiede der rückwirkenden Festigkeit für verschiedene Druckrichtung sich weit geringer erwiesen hatten.

<sup>1)</sup> Um dieselbe Last zu tragen, müsste ein 30 Mm. langes Knorpelstäbchen einen quadratischen Querschnitt von rund 15 Mm. Seite besitzen.

Nach dem Vorausgehenden ist es aber leicht begreiflich, dass bei der Durchführung dieses Principes die Form der Säule sehr verschieden ausfallen müsse je nach der Befestigungsart, welche bei der Säule Verwendung gefunden hat.

So wird bei der Befestigung I, bei welcher der Bruchpunct unten an der Befestigung der Säule liegt, gerade diese Stelle am meisten der Stärkung bedürfen und nach bestimmten Gesetzen zunehmend weniger, je weiter wir an das freie Ende der Säule hinaufgelangen. Bei der Befestigung III und IV dagegen liegt der gefährliche Querschnitt in der Mitte der Säule und diese wird darum hier vorzugsweise durch zunehmenden Querschnitt gestärkt werden müssen. Die Berechnung der Querschnittsverhältnisse ist complicirt genug. Praktisch erhält die Säule am Befestigungspunct (bei Befestigungsart IV in der Mitte) eine Stärke, welche gegen Zerknickung berechnet ist, während die Stärke des andern Endes gegen eine Zerdrückung gesichert wird. Beide Dimensionen werden durch eine einfache Curve mit einander verbunden, die im Befestigungspunct tangential zur Säulenaxe gerichtet ist (Fig. 7 und 8 des Holzschnittes).

Wirft man einen Blick auf Körper von gleicher Biegefestigkeit, so besitzt ein horizontaler Balken solcher Art, der an einem Ende eingemauert, am freien belastet wird, bei constanter Breite das Längenprofil einer Parabel. Ruht der Balken gleicher Breite mit beiden Enden auf und soll in der Mitte belastet werden, oder ruht er mit der Mitte auf und sind die beiden Enden gleich belastet, so erhält er das Längenprofil von 2 in der Mitte zusammenstossenden Parabeln.

Ein ähnliches Profil erhält man, wenn der Balken von gleichem Widerstand lauter kreisförmige Querschnitte erhalten soll. Und pflegt man auch in der Praxis letzteren Körper durch einen abgestutzten Kegel zu ersetzen, ebenso wie auch ersterer durch ebenflächige Träger ersetzt zu werden pflegt, so würde doch die schaffende Natur an solchen Ersatz nicht herantreten müssen.

Es kann nicht meine Aufgabe sein, auf den mathematischen Theil dieses Gebietes näher einzugehen. Ist doch in dieser Beziehung auf die Lehrbücher der Mechanik hinzuweisen.

Es erwächst dagegen allerdings die Aufgabe, die von der Natur verwendeten Knochensäulen mit Rücksicht auf die voranstehenden Auseinandersetzungen in Betrachtung zu ziehen.

So handelt es sich also darum, zuzusehen, von welcher Art die

Befestigung der Knochensäulen im Organismus selbst erscheint: sodann aber, in welcher Weise die Querschnittsverhältnisse an den natürlichen Knochensäulen geordnet sind.

Von vornherein wird man gern geneigt sein anzunehmen, dass die Natur die durch die Befestigungsart und den ungleichen Querschnitt gebotenen grossen Vorthelle für Leistungsfähigkeit und Materialersparniss annehmen werde, ja annehmen müsse, wenn anders die übrige Oekonomie des Organismus es gestattet und die Belastungsbedingungen dieselben sind; denn sie selbst ist ja der Inbegriff aller Gesetze und kann sich nicht selbst umgehen.

Nun sind die Röhrenknochen nicht bloss als Stützsäulen oder Horizontalträger thätig, sondern dienen auch der Ortsbewegung. Auch die phylogenetische Betrachtungsweise tritt hier in ihr Recht. Bei den niederen Wirbelthieren, ja selbst bei den Wassersäugethieren dient das Flossenskelet bloss zur Fortbewegung. Wenn als typische Belastung auch die Spannung der Muskulatur sich herausstellen sollte, die anerkannt wenigstens von grossem Einflusse ist, so würde hiermit das Belastungsverhältniss keine wesentliche Aenderung erfahren.

Dies kann also nicht hindernd in den Weg treten, die Röhrenknochen nach den genannten beiden Richtungen zu untersuchen. Da die übliche Formbeschreibung dem vorliegenden Zwecke nicht vollständig Rechnung trägt, so sei es gestattet, vom Schienbein und Oberschenkelbein des Menschen nur gerade Das mit wenigen Worten zu berühren, was der Zweck erfordert, während alle anderen Einzelheiten vermieden werden sollen.

### 3. Form des Schien- und Oberschenkelbeins.

Wie an der Wirbelsäule des Menschen die querovalen Wirbelkörper des Hals- und Lendensegmentes ein auf dem Querschnitt gleichschenkelig dreieckiges Brustsegment zwischen sich fassen, so übertrifft auch bei dem Schienbein der quere Durchmesser beider Enden den pfeilrechten, während im ausgedehnten Mittelstück das Ansteigen des pfeilrechten Durchmessers so sehr hervortritt, dass dieser den queren sogar übertrifft.

An einem normal gebauten Schienbein von 340 Millimeter Länge (zwischen beiden Gelenkflächen), das ich vor mir habe, verhält sich der grösste quere Durchmesser des oberen Endes zum pfeilrechten wie 82 zu 58; die gleichen des unteren Endes wie 62 zu 45;



mit Hinzurechnung des äusseren Knöchels ist letzteres Verhältniss 72 zu 45. Die Zahlen bedeuten Millimeter.

Auch die Anordnung der Durchmesser der Gelenkflächen zeigt ein ähnliches Verhalten.

Der kleinste Querschnitt des dreiseitig prismatischen Säulenschaftes liegt nicht in der Mitte des Schienbeins, sondern seinem untern Ende näher, in der Gegend des Beginnes des untern Längendrittels. Der Querschnitt ist an dieser Stelle nahezu ein rechtwinkeliges Dreieck mit abgerundeten Ecken, dessen Hypotenuse der medialen Schienbeinfläche entspricht. Was die beiden andern Seiten betrifft, so liegt die eine, mit Bezug auf die natürliche Lage des Schienbeins äussere, fast pfeilrecht, die andere, hintere dagegen quer. Die Höhe des Dreiecks beträgt 23, die Basis 20 Mm. Das Markloch ist ein Oval von 12 und 10 Mm. Durchmesser, das sich leicht nach aussen und vorn neigt.

Wenn es nun auch zu weit führen würde, sämtliche bedeutende Querschnitte eines in dieser Absicht zerlegten Schienbeins im Einzelnen zu beschreiben, so dienen jene doch, der natürlichen Lage entsprechend nebeneinander aufgestellt, in sicherster Weise dazu, ein scharfes Gesamtbild der Zusammensetzung der ganzen Säule zu verschaffen. Der Uebergang jenes kleinsten Querschnittes in die beiden Endformen erfolgt in abweichender Weise. Nach aufwärts wächst zunächst die Höhe des dreieckigen Querschnittes und erreicht langsam steigend in der Gegend der Tuberosität ihre grösste Ausdehnung mit 45 Mm., ebenso weit vom oberen Rand des Knochens entfernt. Die Basis nimmt anfänglich, in einer Strecke von 50 Mm. etwa überhaupt nicht zu, um sodann bis zur Tuberosität gleichmässig zu wachsen.

Von hier an bis in die Nähe des oberen Endes des Knochens erfährt die Länge der Basis eine rasch steigende Zunahme und gelangt in einer Strecke von gegen 30 Mm. zu der oben angegebenen Dimension, während zugleich die vordere Kante sich mehr und mehr abflacht und mit dem obersten Theil der früheren Basis des Querschnittes nach hinten zurückweicht.

Das wichtige oberste Endstück des Knochens (Margo infraglenoidalis, HENLE), welches die Gelenkflächen trägt, ist ein kurzes, etwa 16 Mm. hohes Prisma von unregelmässig ovaler Umfassungslinie und den genannten Durchmessern. An seinem unteren Rand nehmen die begrenzenden Curvenschaaren der wachsenden aufeinanderfolgenden Querschnitte einen zur Knochenaxe tangentialen Ver-

lauf. Dasselbe gilt, um es gleich hier zu bemerken, von der unteren Hälfte des Oberschenkelbeins, dessen begrenzende Curvenschaaren denjenigen des Schienbeins im Allgemeinen symmetrisch gegenübergestellt sind. Die tangirende Strecke ist an letzterem Knochen ausgedehnter und durch die Epicondylenwülste zugleich etwas verdeckt.

Das deutlichste Bild des Curvenverlaufs der Oberflächen beider Knochen geben Frontalschnitte der letzteren, die nahe der hinteren Knochenfläche geführt sind; desgleichen Projectionen.

Von der Stelle des kleinsten Querschnittes des Schienbeins nach abwärts geht der dreiseitige Querschnitt allmählig über in einen unregelmässig ovalen, indem zunächst die innere und äussere Seite sich convex vorwölben, während der äussere Winkel bis zum Ende deutlich bleibt. Die äussere Seite erfährt schliesslich eine halbmondförmige, das Wadenbein aufnehmende Einbiegung.

In Bezug auf den Curvenverlauf der Spongiosablätter im Schien- und Oberschenkelbein verweise ich auf die von H. MEYER gegebene Schilderung; desgleichen hinsichtlich der gegenseitigen Stellung der Gelenkaxen.

Während das Schienbein an seiner vorderen Kante eine leicht S förmige Längenbiegung besitzt, im Uebrigen aber einen fast geraden, nur leise auswärts gebogenen Körper darstellt, zeigt das Oberschenkelbein eine doppelte Längskrümmung, deren eine seinen Körper, die andere die Neigung des Halses zum Körper betrifft. Die Ebenen, in welchen beide liegen, kreuzen sich bekanntlich fast rechtwinkelig. Die erstere, nach vorne convexe Krümmung ist an normalen Knochen ziemlich gleichmässig über den ganzen Körper vertheilt. Letztere dagegen ist eine starke, in extremen Fällen einem rechten Winkel sich nähernde Einknickung des oberen Knochenstückes gegen den sogenannten Körper, bei deren Ausgleichung ein vor mir liegendes, dem obigen Schienbein zugehöriges Oberschenkelbein 465 Mm. Länge besitzen würde.

So wichtig sich die genannte Winkelstellung beider Abtheilungen des Knochens für die Auffindung der Architectur der Spongiosa auch erwiesen hat, so trübt sie einigermassen das reine Bild der Säule, welches sich ergeben würde, wenn beide Theile dieselbe Axenrichtung hätten. Der Umfang der Regio intertrochanterica würde geringer sein, als es jetzt der Fall ist. Es ist deshalb gut, wenigstens in Gedanken jene Correction vorzunehmen und sich das Bild der nicht geknickten Säule vorzustellen.

Im Uebrigen ist nur zu erwähnen, dass ein über dem kleinen Trochanter angelegter Querschnitt ein unregelmässiges Polygon darstellt, dessen quere Ausdehnung die pfeilrechte übertrifft ( $48 : 38$ ). Der grösste Querdurchmesser eines durch die Epicondylen geführten Querschnittes verhält sich zum grössten pfeilrechten wie  $90 : 69$ . Der Querschnitt ist eine trapezoide Figur, mit Einbiegung der hinteren und vorderen Seite, mit Ausbiegung der Seitenlinien.

Unterhalb des kleinen Rollhügels nimmt der Querschnitt elliptische Form an ( $34 : 30$ ), mit schief nach vorn und innen gerichteter langen Axe; geht bald darauf in einen nahezu gleichschenkelig dreieckigen über (Basis vorn, Spitze hinten; Basis 28, Höhe 32). um im unteren Drittel der Knochenlänge allmählig in die genannte trapezoide Form auszulaufen. Letzteres geschieht dadurch, dass die Spitze des dreiseitigen Querschnittes am unteren Drittel in eine mehr und mehr sich verlängernde Linie auszieht.

Das Lumen des elliptischen Querschnittes ist ein Oval von 15 und 12; das des dreiseitigen ein solches von 13 und 10 Mm.: die langen Axen fallen mit denen des äusseren Querschnittes zusammen.

Vom Halse des Knochens ist nur auf den grossen Umfang seiner Ansatzfläche an den Körper des Knochens sowie auf die Höhe seines Querschnitts ( $40 : 28$ ) hinzuweisen. Der pfeilrechte Durchmesser des Kopfes beträgt 53, der verticale 50 Mm.

Die angegebenen Dimensionen genügen, um für die folgende Betrachtung greifbare Anhaltspunkte zu gewähren.

Wiewohl man weiss, dass die Spongiosa wesentlich als eine Aufblätterung der Compacta, oder letztere als eine Zusammendrängung der Spongiosa zu betrachten sei, so schien es mir doch wünschenswerth, über den Substanzverbrauch in verschiedenen Höhen der beiden genannten Knochen einen directen Aufschluss zu erhalten.

Zu diesem Zweck wurden beide Knochen in 40 Mm. hohe Querabschnitte zerlegt und bloss die letzten Gelenkflächenheile abgeschlossen. Von einer Wägung frischer Querabschnitte war von vornherein Umgang zu nehmen; sie wurde vielmehr nach vollständiger Ausglühung der einzelnen Stücke vorgenommen und ist geeignet ein ungefähres Bild der Materialvertheilung zu geben.

Schienbein: Von der Mitte des Margo infraglenoidalis bis zur Nähe der unteren Gelenkfläche. 8 Stücke von 40 Mm.



Höhe. Nach geschehener Calcinirung wiegen dieselben in von oben nach abwärts laufender Reihenfolge:

17.1, 16, 15.7, 15.5, 14, 12.8, 11.1 u. 9.5 Gramm.

Oberschenkelbein: Vom kleinen Trochanter bis zu den Epicondylen 8 Stücke der genannten Höhe. Die calcinirten Querabschnitte wiegen, gleichfalls in von oben beginnender Reihenfolge:

18.3, 19, 19.5, 19.5, 19.2, 18, 18.2 u. 20.5 Gramm.

#### 4. Vergleichung der Befestigungsart und Form der Röhrenknochen mit dem theoretischen Schema.

Die Art der gegenseitigen Befestigung der Knochen ist keineswegs in der vollkommenen Einfachheit gehalten, wie in dem anfänglich auseinandergesetzten Schema; es nehmen vielmehr mehrere Factoren an der Bildung derselben Theil. Bloss diejenigen äussersten Knochen oder Knochencombinationen, welche die Verbindung des Körpers mit dem Boden bewerkstelligen, haben eine einfache Art der Befestigung an den Boden: eine durch mehrere Knochenpunkte begrenzte Fläche bildet hier die Basis, auf welcher das ganze übrige Gerüst sich erhebt, während sie selbst beweglich mit dem Boden verbunden, ja in ihren einzelnen Abschnitten beweglich ist. Doch sehen wir von dieser zwar einfachen aber formbestimmend äusserst wichtigen Befestigungsart des Fusses an den Boden ab und wenden uns an die Befestigung der Knochen unter sich, sei es der das Fussskelet zusammensetzenden oder der von ihm selbst getragenen, so wird die Befestigung im Sinne des Schema bestimmt einmal durch:

- die Grösse und Form der sich berührenden Knochenflächen, die als Kapitalbildung aufzutreten pflegt;
- 2) durch Bandapparate (Kuppelung) und unter Vermittelung der Körperlast ansprechende Gelenkmechanismen;
- 3) durch den Luftdruck, welcher einer Entfernung der Gelenkflächen voneinander entgegentritt;
- 4) durch den Tonus und die willkürliche Contraction von Muskeln. Sie stellen einen oberhalb gelegenen Knochen auf einen stützenden unterhalb gelegenen dadurch fest, dass sie lebenden Tauen gleich die Knochen in grosser Länge mantelförmig umgeben, den oberen auf den unteren theils nieder-

pressend, theils balancirend. Vermöge des vorhandenen Muskeldrucksinnes kann das geringste Herausfallen aus der Gleichgewichtslage sofort bemerkt und von den Muskeln corrigirt werden.

Wenden wir uns zum besonderen Falle und zunächst zum Schienbein, seine Befestigungsart und zugleich seine Form mit prüfendem Blicke musternd.

Die auf der Sprungbeinrolle liegende Gelenkfläche des Schienbeins besitzt, auch insoweit sie nur wirklich tragende Fläche ist, einen grösseren Querschnitt als die dünnste Stelle der Schienbeindiaphyse. Sie besitzt insbesondere einen grösseren Querdurchmesser (wie er der Kürze wegen hier heissen mag) als irgend eine Dimension jener dünnsten Stelle beträgt. In Folge dessen leistet sie für die Feststellung nach der queren Richtung (gegen ein seitliches Ueberfallen des Schienbeins um eine pfeilrechte Gelenkaxe) mehr, als wenn sie jenen kleinsten Querschnitt besitzen würde. Die Führungslinie des Sprungbein-Ginglymus ist dagegen zu sehr gekrümmt, als dass die grössere pfeilrechte Dimension der Schienbeingelenkfläche gegenüber jenem kleinsten Querschnitt für die Feststellung in Frage kommen könnte, vielmehr ist der Zweck dieser Anordnung gerade die Beweglichkeit des Ginglymus bei hinreichendem pfeilrechtem Durchmesser der Schienbeingelenkfläche und unter genügender frontaler Feststellung. Von der Drehbewegung in diesem Gelenk kann hier abgesehen werden.

Die Wirkung des grösseren Querdurchmessers der genannten Gelenkfläche des Schienbeins (die an Fall 3b erinnert, wenn hier selbst das Stäbchen an seiner Basis nicht allseitig, sondern nur beiderseitig verbreitert gedacht wird) erhält eine bedeutende Verstärkung durch die das Schien- und mit ihm verbundene Wadenbein auf das Fuss skelet befestigenden seitlichen Bandapparate und ist hierüber sowie über die Wirkung des Luftdruckes, welcher dem seitlichen Ueberfallen des Schienbeins über das Sprungbein, worauf es hier ankommt, ein grosses Hinderniss entgegenstellt, dem Bekannten nichts hinzuzusetzen. Die Malleolen wirken übrigens bei der Anspannung der Seitenbänder wie kleine dem Schienbein angefügte Hebel.

Bezüglich der feststellenden Muskeln ist zu bemerken, dass ihre Hauptmasse, wie zur Ausführung der Ginglymus-Bewegung, so auch zu deren Hemmung und zur Feststellung der Knochen in dieser Ebene dient. Hierbei ist von Bedeutung, dass die feststel-

lenden Muskeln nur mit dem geringsten Theil ihrer Masse vom unteren Ende des Knochens entspringen, sondern dass die Hauptursprungspuncte am oberen Ende, ja selbst am höherstehenden Knochen angreifen und sich weiterhin über ausgedehnte Flächen der Knochenwände erstrecken. Ihre wirklichen oder functionellen Insertionspuncte am Fussskelet aber erhalten zum Theil (Soleus, Gastrocnemius) einen bedeutenden Horizontalabstand vom fraglichen Gelenk. Beide Umstände erscheinen von hohem Werth für die das Schien- und Wadenbein auf dem Fuss skelet feststellende Thätigkeit der Muskeln.

Als feststellendes Moment ergibt sich schliesslich noch die durch die Körperlast ausgelöste Einkeilung des Sprungbeinkörpers in die Malleolengabel (H. MEYER).

Was die Form des unteren Schienbeinendes, abgesehen von der Stützfläche des Gelenkes, weiterhin betrifft, so ist der grösste Querschnitt des unteren Knochenendes beträchtlich ausgedehnter, als jene Fläche, und, da der äussere Knöchel hier nothwendig in Rechnung gebracht werden muss, wiederum vorzugsweise in querer Richtung. Er ist, wie oben angegeben, ein quergestelltes Oval von 72 und 45 Millimeter Durchmesser. Dieser grössere Querschnitt setzt sich gegen die dünnste Stelle des Schienbeins nicht scharf und plötzlich ab; sondern von seiner gesammten Peripherie, insbesondere von den Knöcheln aus verläuft eine sanft axial geneigte Curvenschaar theils gegen jenen kleinen Querschnitt aufwärts, theils, soweit es den äusseren Knöchel betrifft, zum Körper des Wadenbeins.

Es bedarf nicht einer Auseinandersetzung, dass durch die genannte Umfangszunahme die Widerstandskraft gegen das biegende Moment der Strebfestigkeit, besonders in frontaler Ebene, vermehrt werde. Ist auch die Spongiosa der beiden Knochenenden wesentlich nur eine Aufblüthen, so bedarf es nicht mehr des Beweises, dass dem hiedurch gesetzten grösseren Querschnitt trotzdem die grössere Sicherheit gegen Biegung angehöre.

Welche Bedeutung kommt nun aber dieser Form des unteren Knochenendes im Sinne des Schema zu? Man wird nicht umhin können, auch der oberen mächtigeren Hälfte des Knochens zum Zweck einer solchen Bestimmung seine besondere Aufmerksamkeit zuzuwenden und damit den Knochen als Ganzes zu betrachten.

Fasst man den Knochen als Ganzes in das Auge, in seiner auf dem Gewölbe des Fuss skelets aufgerichteten Stellung, umgeben vom



Bandapparat und den feststellenden Muskeln, so möchte es vielleicht einen Augenblick befremdlich erscheinen, dass nicht der untere, sondern der obere Theil dem Knochen das Hauptgepräge gebe. Man könnte meinen, es müsse das untere Ende, da es das befestigte sei, die besondere Stärke besitzen. Es wird aber alsbald eine andere Erwägung den Platz behaupten.

Denn in der That treffen wir zwar am Knieende des Knochens im Allgemeinen wieder die querovale Form des Querschnittes; doch sind die Dimensionen beträchtlich grösser geworden. Das beständige Wachsen des Querschnittes vom unteren Längendrittel des Knochens an nach aufwärts ist allerdings zu auffallend, als dass es nicht das besondere Augenmerk auf sich ziehen müsste als Träger einer Bedeutung, gegenüber welcher die geringere Verbreiterung des unteren Knochenendes in den Hintergrund tritt und fast vernachlässigt werden zu können scheint. Der Sinn dieses Verhältnisses ist denn auch thatsächlich ein leicht zu erkennender: er beruht darin, dass das Knie, als Vereinigungspunct der beiden Hauptsäulen des Extremitätenskelets, des Schien- und Oberschenkelbeins, die Function besitzt, die beiden grossen Knochen zu einer einzigen Knochensäule zu verschmelzen, während zugleich die Möglichkeit besonders einer Beugung gegeben sein sollte.

Man werfe einen Blick auf Fig. 8 des Holzschnittes um sofort zu bemerken, dass durch das Knie der tibiofemorale Knochensäule eine Annäherung an einen Körper von gleicher Strebefestigkeit gegeben ist, der am oberen und unteren Ende zwar in seiner Lage erhalten, aber nicht festgeklemmt wird. Sollte eine Säule von der Länge beider Knochen ihren Zweck als Stützsäule erfüllen, während sie weder auf dem Boden, noch weniger an dem entgegengesetzten Ende befestigt war, so ist klar, dass die Mitte, als die Stelle des gefährlichsten Querschnittes, bei dieser Anordnung (Fig. 4) einer besonderen Stärkung bedurfte. Die vorzugsweise Verstärkung liegt in frontaler Ebene; einer Einknickung in einer solchen war auch vor Allem vorzubeugen. Die Beugeleistung beider Knochen geht nebenher und vermehrt die Gebrauchsweise der Extremität vor Allem für die Zwecke der Ortsbewegung. Durch sie aber durfte die Hauptleistung, als eine einzige Säule zu dienen, nicht in Frage gestellt werden. So sind denn auch beide Knochen und ihr Vereinigungspunct wesentlich auf Streckstellung berechnet und construirt und müssten ähnlich gestaltet sein, auch wenn sie nicht durch ein

Gelenk von einander geschieden wären. Vielleicht geben Fälle langdauernder Anchylosirung des Kniegelenkes hierüber eine Bestätigung.

Das Fuss skelet aber erscheint bei dieser Betrachtungsweise einfach als ein unterer Anhang des Schien- und Wadenbeins. Diese beiden Knochen in Verbindung mit dem Fuss skelet bilden zusammen die untere Hälfte der auf dem Boden beweglich aufruhenden grossen Knochensäule. Den Knochen des Fusses kommt bei der überwiegenden Länge und Bedeutung der andern in statischer Beziehung nur eine untergeordnete Rolle zu. Das untere Ende des Schienbeins zeigt diejenige Verbreiterung, deren es zu einer leistungsfähigen Verbindung mit dem Fusse bedarf. Seine Feststellung auf der Sprungbeinrolle und damit auf dem Fuss skelet ist nur eine relative, da letzteres seinerseits selbst nur sehr bewegliche Verbindung mit dem Boden besitzt, die mit der Stabilität der Grundplatte Fig. 3b nicht zu vergleichen ist. Hier ist zu erinnern an diejenigen Thiere, die nur mit dem vordersten Ende des Mittelfusses den Boden berühren. Gerade entgegengesetzt verhält sich die Befestigungsart von Bäumen, deren Stamm seinen grössten Querschnitt nicht in der Mitte, sondern an der Basis besitzt, mit welcher er sich fest in den Boden einsenkt; desgleichen von niederen festsitzenden Thieren, wenn sie nicht etwa schwingen sollen. Sowie dagegen bei Thieren die Fusswurzel und der Mittelfuss selbst wiederum die Rolle einer Stützsäule zu übernehmen hat, muss die Verbindung mit dem Schien- und Wadenbein an Stärke gewinnen.

Es ist nicht das Schienbein an sich, nicht das Oberschenkelbein an sich ein Körper von gleicher Strebfestigkeit — solche Körper gibt es nicht —, sondern nur in Bezug auf ihre Befestigung an ihre Umgebung und ihre Beanspruchung.

Nicht um grosse Gelenkflächen zu erhalten — im Gegensatz zu der üblichen Ansicht — pflegen die Knochenenden grossen Querschnitt zu haben, sondern die Grösse des Querschnitts ist die Wirkung statischer Gesetze. Die Gelenkenden der verschiedenen Knochen zeigen darum nicht denselben, sondern sehr verschieden grossen Querschnitt und trifft die Gelenkbildung auch nicht beständig mit grösserem Querschnitt zusammen; in einem solchen Zusammentreffen aber ist die Verbindung des statischen mit dem mechanischen Moment der Bildung des Extremitätenskelets ausgesprochen.

Aehnliche Verhältnisse lassen sich an der oberen Extremität des Menschen nachweisen, wiewohl sie nur Muskelspannungen unterworfen ist. Es würde über die gewünschte Grenze dieser Untersuchung hinausgehen, alle Fragen zu berühren, die sich an diesen Umstand knüpfen. So sei es auch vermieden, die Wirbelsäule, so leicht es ist, auf dieselben Principien zu prüfen. Es genügt, die Form der grossen Röhrenknochen der unteren Extremität des Menschen auf ihre statische Bedeutung untersucht und mit den Gesetzen der Statik in Einklang stehend gefunden zu haben.

Inwiefern der Verwendung dreiseitiger Querschnittsformen bei der Bildung der Röhrenknochen ein zu Grunde liegendes Motiv beizumessen sei, ist bereits in meiner früher angeführten Schrift in Erwägung gezogen worden.

---



# Die Entwicklung des mittleren und des äusseren Ohres.

Von

**Dr. Wilhelm Moldenhauer**

in Leipzig.

---

Mit Tafel VI—IX und 2 Holzschnitten.

## I. Historisches.

Als im Jahre 1825 RATHKE<sup>1)</sup> seine Beobachtungen über die Entstehung von Spaltbildungen in der Halsgegend von Schweinsembryonen bekannt machte, wurde diese Entdeckung der Wichtigkeit des Gegenstandes entsprechend von den vorzüglichsten damaligen Anatomen mit grossem Interesse verfolgt und sehr bald zu einem vorläufigen Abschluss gebracht. Indem Männer wie v. BAER<sup>2)</sup>, JOH. MÜLLER<sup>3)</sup>, HUSCHKE<sup>4)</sup> diesen Gegenstand bei verschiedenen Thierklassen einem sorgfältigen Studium unterzogen, wurde es sehr schnell und sicher festgestellt, dass diese Spaltbildungen eine ganz constante Erscheinung zu einer gewissen Zeit der embryonalen Entwicklung bei allen zur Wirbelthierreihe gehörenden Thierklassen bildeten. Man nannte sie Kiemen-, Visceral-, auch Schlundspalten, da sie in offener Verbindung mit dem Vorderdarme oder Schlunde standen und erkannte ferner, dass die unteren

---

<sup>1)</sup> RATHKE. Isis 1825 pag. 747 u. 1828 pag. 108.

<sup>2)</sup> De ovi mammalium et hominis genesi. Lips. 1827. MECKEL's Archiv 1827 u. 1828. Entwicklungsgeschichte der Säugethiere.

<sup>3)</sup> MECKEL's Archiv. 1830.

<sup>4)</sup> Isis 1826 pag. 613 u. 1827 pag. 401.

Spaltenpaare nur eine vorübergehende Existenz führten, während das erste Paar wenigstens bei den Säugethieren und Vögeln in nähere Beziehung zu dem Ohrlabyrinth treten und die Anlage des mittleren und äusseren Ohres abgeben sollte.

Ueber diesen letzteren Punct haben besonders REICHERT<sup>1)</sup> und GÜNTHER<sup>2)</sup> Untersuchungen angestellt, die sich bis in die neueste Zeit als vollgültig bewährt haben und werde ich mich hierauf in dieser historischen Einleitung besonders stützen.

Nachdem REICHERT das Auftreten der Kiemenbögen mit den zwischen ihnen gelegenen Spalten bei verschiedenen Wirbelthieren geschildert, geht er l. c. § 5 pag. 149 zur Beschreibung der sich bei Schweinsembryonen an der Aussenseite der Visceralspalten vollziehenden Metamorphosen über. Er schreibt:

»Die Spalten, welche durch die Visceralbögen gebildet werden, sind anfangs sämmtlich von den durchweg glatten, abgerundeten Rändern der respectiven Visceralfortsätze begrenzt, keine Spur von Leisten, nichts von Zacken, oder Hügeln ist zu bemerken. Die zweite Visceralspalte ist sodann diejenige, an welcher zuerst ein Verschwinden sichtbar wird. Theils von der Stelle aus, wo die Visceralbögen unten zusammenkommen, wendet sich die Bildungsmasse nach der Wirbelsäule hin und auch wiederum von der letzteren aus legt sich dieselbe so in die Spalte, dass bei einem wenig vorgeschrittenen Embryo nur noch eine längliche Furche als Spur der früheren Spalte bemerkbar ist, welche später sich ganz ausgleicht. Etwas später, aber auf ähnliche Weise verschwindet die dritte Spalte.

Die wichtigste Visceralspalte in ihrer Metamorphose ist bei den Säugethieren und Vögeln die erste. Sie wird anfangs von den glatten Rändern der sie umgebenden beiden ersten Visceralbögen begrenzt. Bald darauf, nachdem ihr unteres Ende sich mit Bildungsmasse gefüllt hat, sieht man an den Rändern, welche den übrig gebliebenen Theil der Oeffnung umgeben, aus der glatten Fläche einzelne Erhabenheiten hervortreten. Es entstehen dadurch zwei bemerkbare Einbuchtungen, welche durch eine mittlere Erhöhung getrennt werden, so dass die Visceralspalte an zwei Stellen etwas breiter, in der

<sup>1)</sup> Ueber die Visceralbögen der Wirbelthiere JOH. MÜLLER's Archiv f. Anat. u. Phys. 1837.

<sup>2)</sup> Beobachtungen über die Entwicklung des Gehörorgans etc. Leipzig 1842 bei WILH. ENGELMANN.

Mitte enger und durch die sich erhebenden Hügel zusammengedrängt erscheint. Durch Auseinanderziehen der Ränder gelingt es jetzt noch in die Visceralhöhle zu schauen. Diese erweiterten Stellen der ersten Visceralspalte markiren sich allmählig durch die Entwicklung ihrer Ränder deutlicher und zu einer Zeit, wo die anderen Spalten bis auf eine Furche verschwunden sind, kann man beim Entfernen der Ränder die den Durchgang verklebende Bildungsmasse wahrnehmen und zwar, wie schon RATHKE bemerkt hat, näher der äusseren, als der inneren Oeffnung. Indem sich nun die Ränder immer mehr erheben, wird besonders die untere Abtheilung der Spalte vertieft und gestaltet sich zum äusseren Gehörgang um, während die obere, mehr nach der Wirbelsäule zu gelegene mit ihren stark hervorstwachsenden Rändern zur Ohrmuschel wird.

Das Verhalten der Visceralspalten an ihrer inneren Seite ist in sofern dem der Aussenseite vergleichbar, als auch hier die beiden unteren Spalten sich vollkommen schliessen und nur die erste von Bedeutung für das ausgebildete Individuum bleibt. Das Verwachsen der beiden letzteren geschieht gleichfalls auf die Weise, dass die Bildungsmasse hauptsächlich von den beiden Enden aus gegen die Spalte vordrängt.

Die erste Visceralspalte ist auch an ihrer inneren Seite die wichtigste, da sie sich in die Paukenhöhle und Tube verwandelt. Es verlängert sich nämlich die innere Abtheilung der Spalte, welche durch eine Zwischenlagerung von Substanz von der äusseren getrennt ist, durch die Entwicklung der umliegenden Bildungsmasse in einen Canal. Derselbe wird von der, zwischen dem zweiten und dritten Visceralbogen entstehenden, dann aber nach vorn gegen den ersten Visceralfortsatz vorwachsenden Labyrinthanlage in der Nähe der verwachsenen Stelle der Spalte eingeengt und die ausserhalb der Einengung des Canals gelegene Partie zur Paukenhöhle umgebildet, während der übrig gebliebene Theil als Tube sich verlängert. Dieselbe hat gleich anfangs die Richtung von aussen und vorn nach innen und hinten.«

Soweit REICHERT, mit dem ein späterer Bearbeiter dieser Materie, GÜNTHER, wohl in der Hauptsache übereinstimmt, doch in einigen Punkten theils abweichender Meinung ist, theils dieselben uns in mehr ausführlicher Schilderung vorführt, weshalb ich auch ihn hier wörtlich citire. Er schreibt l. c. pag. 32:

»Durch die angehäuften Bildungsmasse in der Nähe der ersten Kiemenspalte wird deren Rand höher, wulstiger und dieselbe so zu-



sammengedrängt, dass man sie nur noch durch ein gelindes Auseinanderziehen der Ränder deutlich machen kann. Bald verwächst sie auch selbst und zwar zuerst in der Mitte, so dass statt ihrer zwei kleine Löcher vorhanden sind, von denen das untere, als keiner weiteren Metamorphose unterworfen, bald ganz schwindet. Wichtig ist die übrigbleibende obere Oeffnung, welche nach aussen in die äusseren Theile des Gehörorgans umgewandelt wird, während sie nach innen in die Paukenhöhle und Trompete übergeht.

Die übrigbleibende Oeffnung liegt zwischen dem ersten und zweiten Kiemenbogen und betrachten wir die Sache von innen, so befindet sie sich in der unmittelbaren Nähe der Schädelbasis. Der Canal der Ohrtrompete selbst geht in seiner Entwicklung folgenden Gang. Nachdem die erste Kiemenspalte, welche auch nach innen in ein Grübchen verwandelt worden, geschlossen ist, erheben sich die umgebenden Ränder und zwar der vordere mehr, als der hintere, während nach oben und unten eine Ausbreitung der Oeffnung bemerkt wird, die dadurch in eine enge schief liegende Spalte mit abgerundeten Rändern umgewandelt wird. Zugleich wird die Wand der Kiemenhöhle, später Rachenhöhle, dicker, wodurch in ihr Raum für den von innen und vorn nach aufwärts und rückwärts gehenden Trompetencanal erhalten wird, welcher in der ersten Zeit seiner Bildung die von v. BAER und RATHKE als Aussackung der Schlundschleimhaut beschriebene Form darstellt.« Ferner pag. 37: »Es ist schon erwähnt worden, dass im Anfange die Tube und Pauke sich als eine kleine zusammengedrückte Tasche, in der Visceralwand des Kopfes gelegen, darstellen und dass letztere weder breiter noch weiter als erstere ist, bald jedoch wird sie breiter ohne weiter zu werden, denn indem sich diese Tasche weiter ausbreitet, bleiben die Wände derselben doch immer noch dicht aneinander liegen. Da aber mit der weiteren Entwicklung des Labyrinthes dieses gegen die Pauke vorragt, so wird diese Tasche ebenfalls hervorgetrieben und gibt bei einem 8wöchentlichen Fötus im Querdurchschnitt eine halbmondförmige Gestalt.«

In Bezug auf die weitere Entwicklung des Trommelfells äussert sich GÜNTHER pag. 53 folgendermassen: »Während die Paukenhöhle eine taschenförmige Gestalt annimmt, treten mit der weiteren Entwicklung der Kopfwirbel der erste und zweite knorpelige Visceralstreifen weiter von einander, daher die sich zwischen beiden befindende Masse einen grösseren Raum gewinnt und dadurch zur Bildung des Trommelfells geschickter wird, welches dadurch zu Stande ge-

bracht wird, dass die Bildungsmasse zwischen dem ersten und zweiten Visceralstreifen also die äussere Wand der Paukenhöhle, nur in der Richtung der Breite, aber nicht der Dicke wächst.«

Diesen eben entwickelten Ansichten trat VALENTIN<sup>1)</sup> in einigen Hauptpunkten entgegen.

»Wir glauben nämlich,« schreibt er l. c. pag. 211, »nach unseren Untersuchungen als gewiss annehmen zu müssen, dass die Eustachische Trompete der Rest der inneren Abtheilung der früheren ersten Kiemenspalte ist, dass aber die Paukenhöhle (! und der äussere Gehörgang sich aus der äusseren Abtheilung bilden, ist zu bezweifeln. Denn, wenn auch die Spalte zuerst nach hinten etwas weiter ist, so sieht man doch, sobald sie durch eine dünne Haut geschlossen ist, die erste Andeutung der Ohröffnung nicht in einer Linie mit dieser verdünnten Hautstelle, sondern über ihr in der Substanz der hintern Grenze des ersten Kiemenbogens selbst. Auch müsste, wenn die Oeffnung der Spalte selbst zur Ohröffnung würde, diese eine veränderte Richtung annehmen, da sie später in die frühere Spaltlinie sich nicht fortsetzt, sondern dieselbe unter einem schiefen Winkel schneidet.«

Weiterhin bemerkt VALENTIN in Bezug auf das Trommelfell:

»Die äussere Oeffnung der Paukenhöhle ist um diese Zeit (7 wöchentlicher, menschlicher Fötus) nicht blos durch eine feine Hautlamelle, sondern auch durch körnige Substanz der Visceralplatten geschlossen. Zog ich nämlich die obere dünne Haut genau hinweg, so war es mir nicht möglich eine Oeffnung zu sehen, oder ein Haar einzubringen. Als ich aber die Stelle mit einem feinen Staarmesser spaltete, sah ich deutlich eine Schicht körnerhaltiger Bildungsmasse über dem äusseren Ende der Paukenhöhle lagern.«

Die VALENTIN'schen Beobachtungen fanden jedoch Widerspruch und es erhielten sich die Ansichten von REICHERT und GÜNTHER bis in die neueste Zeit, so dass sich auch KÖLLIKER auf dieselben stützt. In der ersten Auflage seiner Entwicklungsgeschichte schreibt er nämlich pag. 321:

»Die erste Kiemenspalte schliesst sich beim menschlichen Embryo in der fünften Woche, jedoch nicht in ihrer Totalität, wie die anderen Spalten, sondern so, dass zu beiden Seiten der Verschlussstelle, welche der äusseren Mündung nahe liegt, der Anfang und

---

<sup>1)</sup> VALENTIN. Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Berlin 1835 bei AUGUST RÜCKER.

das innere Ende des Canals sich offen erhalten, welche Theile nichts anderes, als die Anlagen des äusseren Gehörganges einerseits und der Tube und Paukenhöhle andererseits sind, während die Verschlussstelle das primitive Trommelfell darstellt. Im weiteren Verlauf verlängert sich nun der innere Theil der Kiemenspalte und wird an seinem hinteren oder äusseren Ende allmählig weiter.«

DURSY<sup>1)</sup> geht auf die Beziehungen der ersten Spalte zum Gehörorgane nicht genauer ein, er betont nur, dass der hintere Winkel Ohröffnung wird indem er pag. 105 sagt:

»Die erste, oder oberste Schlundspalte ist die längste, sie überragt die übrigen sowohl in der Richtung nach vorn, als nach hinten gegen das Schädelrohr. Ihr hinteres Ende wird Ohröffnung, stösst an das Schädelrohr an und unterbricht daher die Bauchplatte in ihrem Verlauf zum Oberkieferfortsatz.«

Aus dieser historischen Einleitung, in der die Ansichten der bedeutendsten Forscher über die Entwicklung des äusseren und mittleren Ohres der besseren Beurtheilung wegen wörtlich angeführt worden sind, wird der Leser ersehen, wie ungeheuer mangelhaft unsere Kenntnisse und wie dunkel unsere Vorstellung über den Entwicklungsgang dieses Gegenstandes sind.

Nur soviel scheint einigermassen sicher constatirt, wenigstens stimmen die meisten Untersucher darin überein, dass die Entwicklung des schallleitenden Apparates im hinteren Winkel der ersten Kiemenspalte vor sich geht. Dieser Abschnitt der Kiemenspalte soll sich nicht wie der übrige vollständig wieder verschliessen, sondern wie durch eine Scheidewand in zwei Abtheilungen getheilt werden, von denen die kleinere äussere die Anlage des Gehörganges, die grössere innere die des Mittelohres (Tube und Paukenhöhle) abgeben, während die trennende Schicht das primitive Trommelfell darstellen soll. Schon hier stossen uns wichtige Fragen auf, die bisher unbeantwortet geblieben sind und denen wir doch nothwendigerweise näher treten müssen. Vor allem, wie sollen wir uns die Entstehung des primitiven Trommelfells vorstellen, da das Auftreten einer Scheidewand innerhalb eines mit Epithel ausgekleideten Canals doch entschieden der näheren Erklärung bedarf. Ist die Membran aus einer einfachen Epithelverklebung hervorgegangen? Hat sie schon anfäng-

<sup>1)</sup> DURSY. Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbelthiere.



lich ihre spätere Zartheit und ihre drei bekannten Schichten? Wie ist ihre ursprüngliche Richtung?

Alle diese und andere für das richtige Verständniss bedeutungsvolle Fragen sind unberührt geblieben, so dass es wohl niemand geben wird, der auf Grundlage der bisherigen Beobachtungen auch nur entfernt die ebenso schöne, als sinnreiche Bildungsweise dieser wichtigen Apparate naturgetreu darzulegen vermöchte.

Eben so wenig kommen wir beim Verfolgen des weiteren Entwicklungsganges dieser primitiven Anlagen über allgemeine Angaben hinaus, da trotz der Sorgfalt der bisherigen Untersucher die damaligen unvollkommenen Untersuchungsmethoden ein eingehendes Verständniss nicht erlaubten.

Ich werde daher versuchen das Dunkel, in welches bisher die Entwicklungsgeschichte des schallleitenden Apparates gehüllt war, zu lüften und kann dem Leser im voraus versprechen, dass die von mir gewonnenen Resultate ihm eine genügende Aufklärung über den fraglichen Gegenstand geben werden.

Die Untersuchungen sind unter Leitung des Herrn Professor RAUBER in Leipzig ausgeführt, dem ich nicht nur die Methode, sondern vielfach auch die richtige Deutung der einzelnen Objecte verdanke.

## II. Eigene Untersuchungen.

Es ist eine in vielen entwicklungsgeschichtlichen Schriften hervorgehobene Erfahrung, dass man im Verlauf organogenetischer Untersuchungen dazu gelangt, zur Gewinnung eines vollständigen Ueberblicks und einer klaren Anschauung auf weit frühere Embryonalstadien zurückzugreifen, als man anfänglich für nothwendig gehalten hatte. Auch für meinen Zweck zeigte sich bald diese Nothwendigkeit. Je weiter wir aber die Ausbildung eines Organes zurückverfolgen, um desto unbestimmter tritt die Anlage aus ihrer Umgebung hervor, bis zuletzt jede Andeutung einer Sonderung schwindet und allein mehr das geordnete Zellenmaterial vorliegt, in welchem das zu suchende Organ ohne Differenzirung verborgen ist.

Wenn auch die relative Zeit der ersten Organdifferenzirung, je nach der morphologischen Dignität der Organe, noch so verschieden ist, so ist es gewiss geboten, wenigstens die genannte unterste Grenze als Ausgangspunct inne zu halten. Glücklicherweise vereinfachen sich die Formverhältnisse, je näher wir diesem Ziele treten, um so

entschiedener. Nur der Weg durch die verschiedenen Formwandlungen zurück zur einfachsten Grundform ist ein mühsamer und schwierig die Bewältigung der sich überall auf Schritt und Tritt erhebenden Fragen nach dem Zusammenhange des Gesehenen.

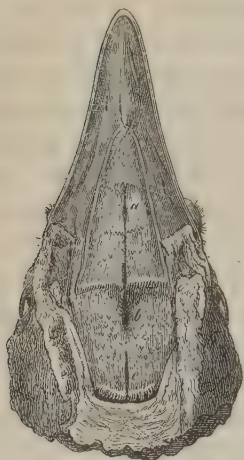
Im vorliegenden Falle ist der Ausgangspunkt, bis zu dem ich zurückgehen musste, verhältnissmässig scharf begrenzt. Die Kiemen-spalten und die zwischen ihnen liegenden Bögen werden vor allem ins Auge zu fassen sein. Von hier aus ist der Entwicklungsprocess bis zu demjenigen Stadium zu verfolgen, welches die Züge der fertigen Form des Organes bestimmt und deutlich erkennen lässt. Beim Hühnchen läuft dieser Process innerhalb der Zeit vom dritten bis zwölften Bebrütungstage ab. Der Gegenstand wird sich am leichtesten überschauen lassen, wenn ich zunächst die Formveränderungen zusammenhängend schildere, welche sich an der äusseren und inneren Seite der Kiemengegend während des genannten Zeitraumes abspielen. Ihnen reihe ich die an der Hand zahlreicher Schnittserien zu beobachtenden Verhältnisse, ohne die ein sicheres Verständniss nicht zu gewinnen sein würde, an. Histologische Angaben über das primitive Trommelfell, über die Verwachsungsverhältnisse der Kiemenbögen schliessen sich an. Nach einer Zusammenfassung des wesentlichen Entwicklungsganges stelle ich alsdann dem gewonnenen die stammesgeschichtliche Entwicklung, also die vergleichende Anatomie der Kiemengegend in kurzem Abriss gegenüber und schliesse mit einem Blick auf die bisher beobachteten Missbildungen.

Ich benutzte zunächst und am meisten Hühnerembryonen, weil sie in unbeschränkter Zahl zu Gebote stehen, doch blieben zur Vergleichung auch Säugethiere nicht unberücksichtigt.

Da sich nun der Rachen bei den Vögeln von dem der Säugethiere in manchen Punkten unterscheidet, so will ich vorerst mit einigen Worten auf die Anatomie desselben eingehen. Vor allen Dingen fehlt den Vögeln ein Nasenrachenraum, in den, wie bei den Säugethiern, die beiden Tuben einmünden, sondern der Boden der Nasenhöhle geht, wie an der umstehenden Figur deutlich zu erkennen ist, ohne scharfe Grenzen nach hinten in die Schlundwand über. Durch eine in der Medianlinie befindliche grosse Spalte (*a b*) des Gaumens communicirt die Nasenhöhle mit der Mundhöhle. Weiter nach rückwärts ebenfalls in der Medianlinie befindet sich eine zweite, kleinere Spalte (*c*) von ansehnlicher Tiefe, deren Wandungen von Weichtheilen umgeben werden. Diese letztere Spalte endet nach vorn blind, nach hinten setzt sie sich in einen kleinen von fibrö-

sem Gewebe umschlossenen Canal fort, der an der Schädelbasis hin verlaufend bald an einen von einer dünnen Knochenkapsel umge-

Fig. 1.



a, b Gaumenspalte.  
c Tubenspalte.

benen Raum gelangt. Vor ihm theilt sich die bisher einfache Röhre in zwei Hälften und verläuft jederseits nach aussen und hinten an der Decke der erwähnten Knochenkapsel, von dieser nur durch eine dünne Knochenlamelle getrennt, bis sie am Boden der Paukenhöhle ausmündet. Wir erkennen in diesen Canälen unschwer die Tuben, welche, so lange sie vom Knochen begrenzt sind, getrennt verlaufen, dann sich in der Mittellinie zu einer fibrösen Röhre vereinigen und am Boden der hinteren Spalte ausmündend die Form eines Y haben.

Diese kurze Darstellung ist zum Verständniss der Präparate nothwendig, auf weitere Einzelheiten gehe ich nicht ein, sondern wende mich zur Schilderung der angewandten Untersuchungsmethoden.

Die jüngeren Embryonen wurden, nachdem die Keimbaut umschnitten und sie sorgfältig vom anhängenden Eiweiss befreit waren, nach der von REMAK angegebenen Methode mittelst einer Glasplatte abgehoben und direct unter das Mikroskop gebracht. Sollten sie zum Schneiden verwandt werden, so wurden sie mit einer  $\frac{1}{3}\%$  Chromsäurelösung zuerst für einige Zeit beträufelt, um keine künstlichen Krümmungen zu erhalten, je nach der Grösse 8—12 Stunden in derselben Lösung aufbewahrt, darauf in Wasser abgespült und zu weiterer Härtung in starken Alkohol gelegt. Auch die makroskopischen Verhältnisse lassen sich vielfach an gehärteten Objecten weit besser überschauen, weil die frischen Embryonen zu durchscheinend sind, um bestimmte Grenzen, Hügel, Vertiefungen sicher wahrnehmen zu können. Vor dem Schneiden wurden die Embryonen in toto zumeist mittelst Picrocarmin gefärbt, dann in Paraffin eingebettet, durch das Mikrotom in Serien zerlegt.

Grössere Embryonen kamen längere Zeit, bis 24 Stunden, in Chromsäure zu liegen und wurden dann ebenfalls in Alkohol aufbewahrt. Vor künstlicher Geradstreckung der hier stark ausgesprochenen Leibeskrümmungen kann für den vorliegenden Zweck nicht genug



gewarnt werden, indem hierdurch vollständig verzerrte Verhältnisse hervorgerufen werden können.

Als Einbettungsmaterial bediente ich mich hier der Seife, auch konnten ältere Hühnchen, etwa vom sechsten Tage an nicht mehr auf wünschenswerthe Weise in toto gefärbt werden, sondern die Schnitte mussten zweckmässiger einzeln dem Färbemittel ausgesetzt werden, um auch hier die feineren histologischen Einzelheiten deutlich hervortreten zu lassen. Auch in diesen Fällen benutzte ich theils Picrocarmin, theils essigsäures Carmin, nebenher auch Hämatoxylin. Die gefärbten und sorgfältig in Wasser abgespülten Schnitte wurden dann wieder in Alkohol entwässert, in Oel aufgeheilt und in Canadabalsam aufbewahrt. Vorzugsweise war es geboten zum Studium der Schlundgegend mittelst des Mikrotoms Serien von Querschnitten aus den verschiedensten Entwicklungsphasen anzufertigen, daneben mussten auch Frontalschnitte benutzt werden.

Ausserdem wurden die Veränderungen der Kiemenspalten, sowohl an der äusseren, als auch an der durch einen Medianschnitt freigelegten innern Seite mittelst der Lupe studirt.

Auf diese Weise konnte ich mir eine weit genauere Vorstellung von den Beziehungen des Vorderdarms und der Kiemenspalten zur Entwicklung des Trommelfells und des Mittelohres erwerben, als die früheren Beobachter, welche mehr oder weniger auf die makroskopische und mikroskopische Flächenbetrachtung angewiesen, in manchen Punkten mehr combinirten, als wirklich beobachteten.

#### A. Formveränderungen an der Aussenfläche der Kiemengegend.

Die Ausbildung der Kiemenspalten in der seitlichen Kopf- und Halsgegend, so überraschend schnell sie vor sich geht, erfolgt doch weder unvorbereitet noch für alle Spalten, deren wir beim Hühnchen vier zählen, zu gleicher Zeit. So leicht es ist wahrzunehmen, dass die hinterste vierte Spalte später erscheint, als die drei vorderen, so häufig man auch dazu gelangt alle ausgebildeten Kiemenspalten zugleich zu übersehen, so bedarf es doch fast eines glücklichen Zufalles, oder der Beobachtung vieler Embryonen, bis man dazu geführt wird, die Reihenfolge des Auftretens der vorderen Kiemenspalten wirklich zu sehen. Ich besitze einen solchen Fall und unterlasse nicht bei dem Interesse, welches das merkwürdige Schauspiel der Kiemenbildung seit seiner Entdeckung auf jeden Beschauer aus-

zutüben vermochte, denselben einer näheren Betrachtung zu unterwerfen.

1. Embryo vom Ende des zweiten Tages Tafel VI Fig. 1.  $\frac{30}{1}$ .

Die spiralige Drehung des embryonalen Körpers um seine Längsaxe ist soweit ausgebildet, dass die linke Seite des Kopfes und Halses dem Dotter zugekehrt ist, während sich die rechte Seite dem Beobachter zuwendet. Auch diejenige Krümmung der vorderen Leibeshälfte, welche um eine im Herzen gelegene Queraxe geschieht, ist deutlich ausgesprochen, ja ihrem Höhepunct nahe. Bloss die erste Kiemenspalte ist vorhanden, der erste Kiemenbogen hat hierdurch seine untere Grenze erhalten, zeigt seinen Ober- und Unterkieferfortsatz. Die Wurzel dieses Kiemenbogens ist breit und durch eine seichte Furche in zwei Abtheilungen gebracht. Die erste Kiemenspalte bildet jedoch keine gerade Linie, sondern nimmt einen leicht geknickten, oder bogenförmigen Verlauf. Sie erreicht mit ihrem hinteren Ende die Rinne, welche die Bauchplatte von der Rückenplatte scheidet. Die zweite Kiemenspalte ist noch nicht vorhanden, doch sieht man deutlich als ihren Vorläufer eine seichte, in leichtem Bogen nach aufwärts convexe Furche quer die Seitenwand durchziehen. Der hintere Anfang der Furche liegt dem Labyrinthbläschen, das noch nicht völlig geschlossen ist, sondern einen querovalen Zugang besitzt, gerade gegenüber. Auch die beiden unteren Kiemenpalten sind schon jetzt als leichte vorwärts convergirende Impressionen angedeutet, wie die Untersuchung bei schief auffallendem Lichte auf das deutlichste ergibt.

Auch am zweiten Kiemenbogen ist der Wurzeltheil der dickere, während die Mitte eine leichte Einschnürung zeigt. Ebenso ist hier der Wurzeltheil durch eine flache Furche in zwei Abtheilungen äusserlich gegliedert.

Es ergibt sich demnach, dass denjenigen Ausbuchtungen des inneren Keimblattes (Endoderm), welchem, wie REMAK gezeigt hat, die Bildung der Kiemenpalten vorzugsweise obliegt, äussere Einbuchtungen, die freilich viel niedriger sind, entsprechen.

2. Embryo von vier Tagen.  $\frac{10}{1}$ . Tafel VI Fig. 2.

Ich übergehe es, das Verhalten der Kiemengegend in demjenigen Stadium zu schildern, in welchem wenigstens die drei ersten Spalten in völliger Ausbildung vorliegen. In unserem Falle zeigt die erste Spalte sich zum grössten Theil bereits geschlossen, bis auf einen

hinteren Abschnitt, der etwa in seiner Länge dem dritten Theil der Spalte entspricht.

Der geschlossene Abschnitt der ersten Spalte zerfällt deutlich in zwei Theile, die durch eine leichte Knickung auseinander gehalten sind. Die Richtung der Spalte ist indessen auch in dem geschlossenen Abschnitt durch das Vorhandensein einer Furche erkennbar, welche der Verwachsungslinie der beiden Kiemenbögen entspricht. Am oberflächlichsten ist diese Furche in ihrer hinteren Hälfte, welche in Bezug auf die ganze Länge der Spalte als deren mittleres Drittel erscheint. Dieses mittlere Drittel ist es zugleich, an welchem die Verwachsung am frühesten eintritt. Sie bezeichnet auch diejenige Kiemegegend, auf welche schon jetzt wegen ihrer späteren Beziehungen zur Anlage des äusseren Gehörganges die besondere Aufmerksamkeit zu lenken ist.

Im Zusammenhange mit der stärkeren Ausprägung der Krümmung um die Queraxe, so wie andererseits mit dem stärkeren Breitenwachsthum des zweiten Kiemenbogens selbst, beginnt der letztere mit seinem unteren Rande sich über den dritten Kiemenbogen hinabzuschieben, wodurch die zweite Spalte äusserlich unseren Blicken mehr und mehr entzogen wird. Dritte und vierte Kiemenpalte sind noch offen. Die Breite des Wurzeltheils des ersten und zweiten Kiemenbogens beträgt je  $\frac{17}{30}$  Mm., während der erste Bogen mit seinen beiden Fortsätzen in der Richtung nach vorn ungefähr dieselbe Breite beibehält, verschmächtigt sich der zweite mehr und mehr bis auf  $\frac{9-10}{30}$  Mm. Seine Länge beträgt  $\frac{16}{30}$  (in der Seitenansicht gemessen), wovon  $\frac{5}{30}$  auf die noch offene Stelle kommen, während von dieser bis zum Beginn der Einknickung der Kiemenfurche wir  $\frac{6}{30}$  Mm. haben. Die Mitte des Labyrinthhügels liegt der Wurzelmitte des zweiten Bogens jetzt gerade gegenüber.

### 3. Embryo vom sechsten Tage $\frac{10}{1}$ . Taf. VI Fig. 3.

Die Dimensionen der Bögen, wiederum am projecirten Bilde mikrometrisch gemessen, sind nunmehr die folgenden geworden. Vom hintersten Ende der ersten Kiemenpalte bis zum vordern Rande des zweiten Bogens misst derselbe  $\frac{31}{30}$  Mm., vom Beginn der Bauchplatten gerechnet etwa  $\frac{35}{30}$ . Seine grösste Breite, senkrecht auf die



Länge gemessen, beträgt  $\frac{19}{30}$ , an seiner mittleren, schmalsten Stelle  $\frac{15}{30}$  Mm.

Die dem äusseren Anschein nach noch offene, in Wirklichkeit, wie später bei Beschreibung der Schnitte gezeigt werden wird, in der Tiefe schon verlöthete, hinterste Abtheilung der ersten Kiemenspalte ist noch  $\frac{5}{30}$  Mm. lang, während die Gesamtlänge der zur Kiemenfurche gewordenen Kiemenspalte  $\frac{25}{30}$  Mm. beträgt.

Abgesehen von dieser beträchtlichen Zunahme an Breite und Länge machen sich noch andere höchst merkwürdige Erscheinungen bemerklich. Ein Blick auf die beigegegebene Abbildung, an welcher, wie auch an den übrigen Flächenbildern die Schatten mit Anwendung des Prisma genau nachgezeichnet sind, lässt an der Aussenfläche des ersten und zweiten Bogens deutlich zwei Hügelpaare erkennen, welche bei weitem den grösseren Theil der ersten Kiemenfurche ( $\frac{19-20}{30}$  Mm.) zwischen sich fassen, so dass nur die vorderen Enden beider Bögen von der genannten Umschliessung frei bleiben. Was die beiden oberen Hügel betrifft, so gehört der hintere der Wurzel des ersten Bogens an, der vordere dagegen dem hinteren Theil des Unterkieferfortsatzes. Die beiden unteren Hügel, die als eine einzige zusammenhängende Hervorragung schon im vorherbeschriebenen Stadium sichtbar sind, nehmen ungefähr die Hälfte der Breite des zweiten Bogens ein. Die bedeutende Fläche, welche beide Hügelpaare begrenzen, kann man zum Unterschiede von der übrigen Aussenfläche der beiden Bögen, die pars auricularis nennen, denn sie steht, wie sich bald genauer ergeben wird, zur Bildung des äusseren Gehörganges in nächster Beziehung.

Die Hügel selbst sollen im weiteren Verlauf dieser Untersuchung die colliculi branchiales externi heissen. An jedem Bogen haben wir demnach einen colliculus anterior und posterior zu unterscheiden. Die erste Kiemenfurche hat einhergehend mit der Bildung der Hügel einen viel bestimmteren Verlauf erhalten, dessen erste Andeutung im vorhergehenden Stadium in gering ausgeprägter Weise hervortrat. Sie zeigt nämlich nunmehr eine deutlich mehrmals gebrochene Linie, oder zickzackförmige Knickung. Das wichtigste Glied dieser zickzackförmigen Figur ist von hinten gerechnet das zweite, d. h. dasjenige, welches in der Diagonale des hinteren oberen und vorderen unteren Hügels liegt. Der Beginn dieses zweiten Gliedes stösst auf

die Einsattelung der beiden oberen Hügel, oder mit anderen Worten, der hintere untere Hügel füllt den nach unten offenen Winkel der ersten Knickung aus. Bei auffallendem Lichte tritt die genannte Diagonale als ein tieferer Schatten hervor, ohne dass jedoch etwa ein Durchbruch, oder auch nur eine tief greifende Spalte gegen die Vorderdarmhöhle vorhanden wäre. Vielmehr ist der Schatten einfach eine Folge der Hervorragung aller Hügel, während der Boden selbst völlig geschlossen ist. Eine besondere Bemerkung verdient der Umstand, dass das zwischen den Hügeln gelegene diagonale Thal gerade demjenigen Theil der Kiemenfurche des vorigen Stadiums entspricht, welcher sich am frühesten geschlossen hatte. Es drängt sich nun hier die Frage auf, wie aus der vorhergehenden die jetzige Bildung geworden sei. Es liegt nahe, wenn man Erhebungen in Verbindung mit Knickungen vor sich sieht, die Ursache in einem Längenwachsthum der Kiemenbögen zu suchen, welches nach vorn einen Widerstand erfährt und deshalb in der genannten Form sich zu äussern gezwungen ist. Ein solcher Widerstand ist leicht nachweisbar, da der Stirntheil des Kopfes dem Herzen bis zur Berührung nahe gerückt und der ganze Bogencomplex wie ein Keil mit vorderer Spitze in den schmalen Zwischenraum hineingedrängt wird. Vorn muss demnach das Längenwachsthum der Kiemenbögen in der That einen Widerstand erfahren, der sich besonders nach rückwärts und in den Seitentheilen äussern wird. So sehen wir auch am zweiten Kiemenbogen ein sehr starkes seitliches Wachsthum, welches zur Bildung des Kiemendeckelfortsatzes führt, der schon in diesem Stadium, wie die Figur 3 zeigt eine beträchtliche Grösse besitzt und mit seinem unteren Rande die Fläche der beiden letzten Bögen zum grössten Theil überragt. Hierbei ist eine andere Bemerkung am Platze. Dadurch nämlich, dass der dritte Bogen vom zweiten umfasst wird, erfährt das Lumen des Vorderdarms eine seitliche Compression und zugleich den ersten Anstoss zur unteren Abgrenzung des Schlundkopfes.

Das beschriebene Bild der Hügelbildung und der Knickung der Kiemenfurche ist das am häufigsten zu beobachtende, kleine Abweichungen in diesem Vorgange werden passend späterhin bei Betrachtung der Missbildungen ihren Platz finden.

#### 4. Embryo vom 7. Tage (Taf. VI Fig. 4).

Mit Erreichung des vorigen Stadiums ist, was die äusseren Verhältnisse betrifft, der wesentlichste Schritt zur Organbildung geschehen. Die folgenden Veränderungen betreffen die weitere Umbildung

des bereits gegebenen. Wie Fig. 4 zeigt, treten sämtliche Hügel nicht nur noch deutlich hervor, sondern die beiden vordern Hügelpaare haben sich noch stärker erhoben, in Folge dessen die Diagonalfurche entsprechend vertieft erscheint.

Die Einsattelungen, welche zwischen beiden oberen und beiden unteren Hügeln im vorigen Stadium scharf hervortreten, haben begonnen sich auszugleichen. Während der hintere obere Hügel indessen noch deutlich zu Tage tritt, beginnt der hintere untere sich mehr und mehr abzuflachen und in den Bereich der Diagonalfurche zu gelangen. So macht sich schon jetzt ein hinterer Zugang zur Diagonalfurche bemerklich, welcher eben auf Kosten der Abflachung des hinteren unteren Hügels sich herausbildet. Der eigentliche Kiefertheil des ersten Bogens hat während dessen an Ausdehnung beträchtlich zugenommen, desgleichen der Halstheil des zweiten Bogens. Beide Abschnitte sind von dem vordern Hügelpaar durch eine in der Regel scharf hervortretende Einkerbung geschieden. Der hinterste Theil der ersten Kiemenspalte ist als Furche zwischen beiden hinteren Hügeln noch vollkommen deutlich, mit seiner Convexität, wie früher, nach abwärts gerichtet. Auch der vordere Abschnitt der früheren ersten Kiemenspalte lässt sich mit völliger Sicherheit als eine das vordere Hügelpaar quer durchlaufende Nahtfurche erkennen.

Die Figuren 5, 6, 7, welche Hühnchen vom achten, neunten und zwölften Tage darstellen, zeigen die weitere Entwicklung der Hügel sowohl, als auch der von ihnen umfassten Partie der früheren ersten Kiemenspalte. Ein Blick auf Fig. 5 zeigt vor allem den Fortschritt des Längenwachthums und der Erhebung des vordern Hügelpaares. Der hintere obere Hügel ist noch deutlich sichtbar, in Folge dessen auch der Verlauf des hinteren Abschnittes der ersten Kiemenfurche, da sie den Fuss des Hügels abwärts umsäumt. Die Abflachung des hinteren unteren Hügels hat noch zugenommen, die Nahtspur zwischen dem vorderen Hügelpaar ist noch immer zu bemerken. Auffallend ist das mächtige Wachsthum des Kiefertheiles des ersten Bogens, so dass nunmehr der Ohrtheil, welcher früher der Aussenfläche der Bögen das Hauptgepräge gab, jetzt nur als ein hinterer Anhang derselben erscheint.

Vom weiteren Verlauf der Entwicklung (Fig. 6 u. 7) ist nur noch hervorzuheben, dass das vordere Hügelpaar sich nach hinten zu verlängern fortfährt, doch ist der hintere obere Hügel noch immer vorhanden, indem sein hinterer Theil die Lücke ausfüllt, die zwischen den hinteren Enden der beiden vorderen Hügel gele-



gen ist, während seine vordere Hälfte in die Bildung des äusseren Gehörganges aufgeht. Von der früheren Kiemenfurche ist als solcher nichts mehr wahrzunehmen, wiewohl ihr Verlauf auch jetzt noch kenntlich ist, einmal an der abgerundeten Spitze des Winkels, in dem die beiden vorderen Hügel zusammenstossen, alsdann an der Lage des hinteren oberen Hügel.

Mit Rücksicht auf das äussere Ohr der Säugethiere glaube ich nicht fehl zu gehen, wenn ich die *incisura intertragica* für das Homologon der genannten abgerundeten Winkelspitze anspreche. Der *tragus* würde dann dem ersten, der *antitragus* dem zweiten Bogen zuzutheilen sein. Zur Bildung einer Ohrmuschel kommt es beim Hühnchen bekanntlich nicht, doch besitzt der äussere Gehörgang des erwachsenen Huhns eine ansehnliche Tiefe und ist seine äussere Mündung gegen die Seitenwand des Kopfes allseitig scharf abgegrenzt. Auf unserer Figur 7 und selbst 6 ist das Trommelfell (*t*) theils durch eine dunklere Färbung (wohl wegen der Nachbarschaft des mit Serum gefüllten *cavum tympani*) ausgezeichnet, theils tritt es als solches durch die veränderte Neigung zur hinteren Gehörgangswand, als deren unmittelbare Fortsetzung es bisher erschienen war, stärker hervor. Dies Verhältniss wird jedoch erst bei Beschreibung der Schnitte deutlicher, so dass wir jetzt dasselbe nicht näher berücksichtigen.

Hiermit ist die Reihenfolge der Zustände, welche an der äusseren Oberfläche der Kiemenbögen zur Entwicklung des äusseren Ohres führen, so weit beschrieben, als es nöthig ist, um in der weiteren Ausbildung zum Erwachsenen keine Schwierigkeiten zu erblicken und um andererseits eine spätere Bezugnahme zu gestatten. Ich wende mich deshalb zur Schilderung der an der Innenfläche der Kiemenbögen ablaufenden Veränderungen.

#### B. Formveränderungen an der Innenfläche der Kiemenbögen.

Embryonen von 4 Tagen, gehärtet und durch einen Sagittalschnitt halbiert, gestatten die Untersuchung der Innenfläche der Kiemenbögen bei auffallendem Lichte schon ganz vortrefflich aus dem Grunde, weil der sagittale Durchmesser des Vorderdarmraumes zu dieser Zeit genügend gross zu sein pflegt. Diese Untersuchungsweise orientirt über die Gesammtheit der bezüglichlichen topographischen Verhältnisse auf eine sehr bequeme und zugleich auf keinem anderen

Weg ersetzbare Weise. Sie gibt insbesondere auch den besten Fingerzeig, auf welche Punkte die Untersuchung an Schnittreihen ihr besonderes Augenmerk zu richten hat. Sollte übrigens in einem Falle die Vorderwand des Vorderdarms der Hinterwand näher als wünschenswerth liegen, so ist man leicht im Stande mit Nadeln beide Wände auseinander zu ziehen und sich auf diese Weise den Zugang zu den Seitentheilen der Vorderdarmhöhle zu vergrössern.

Dabei erscheint es von grossem Nutzen die Beobachtungen unter Spiritus vorzunehmen, da hierdurch jeder störende Lichtreflex vermieden wird, während die Beleuchtung selbst keine Behinderung erfährt.

Ein auf diese Weise behandelter viertägiger Hühnerembryo, welchen ich vor mir habe (Taf. VII Fig. 8), zeigt sämmtliche Kiemenspalten. Für unseren Gegenstand am wichtigsten ist die Beschaffenheit der Innenfläche des ersten Bogens. Man erkennt von letzterem den Wurzeltheil, ausserdem den Oberkieferfortsatz, die Schnittfläche des Unterkieferfortsatzes und beim Auseinanderziehen die Hinterfläche des Unterkieferfortsatzes. Was ganz besonders auffällt ist ein länglicher Hügel, welcher mit schwacher Wölbung an der Innenfläche des Oberkieferfortsatzes nahe seinem Ursprung sich erhebend, senkrecht gegen die erste Kiemenpalte herabsteigt und beim Herabsteigen an Höhe gewinnt, um schliesslich abgerundet in den unteren Rand des ersten Bogens auszulaufen. Mit seinem oberen abgeflachten Ende erreicht er die Nähe des Einganges in die RATHKE'sche Tasche. Dieser Hügel, offenbar das Homologon von DURSÝ's bei den Säugethieren beschriebenen Gaumenplatte, welchen ich im Folgenden *colliculus palato-pharyngeus* nennen werde, ist jederseits gegen den übrigen Bogentheil durch eine in verschiedenem Sinne sich zuspitzende Rinne abgegrenzt. Beide Rinnen laufen, wie die Abbildung deutlich zeigt, nach abwärts in die erste Kiemenpalte aus, verhalten sich dagegen nach aufwärts verschieden. Die der primitiven Wirbelsäule zunächst liegende, hintere Rinne wird aufwärts allmähig seichter und verliert sich dann nach und nach ganz, die vordere dagegen mündet nach aussen in den Winkel zwischen Ober- und Unterkieferfortsatz. Letztere Rinne ist im Folgenden *sulcus lingualis* genannt, denn sie begrenzt späterhin jederseits die Seitenwand der Zunge, erstere dagegen nenne ich *sulcus tubotympanicus*, denn sie ist, wie gleich jetzt hervorzuheben, die erste Anlage der tuba Eustachii und des *cavum tympani*. Ueber die Zeit des ersten Auftretens des *colliculus palato-pharyngeus* werden am

besten die Querschnitte Aufschluss geben, und wird hierauf, sowie auf die Ursache seiner Entstehung späterhin Rücksicht genommen. Hierbei sei nur soviel bemerkt, dass seine Ausbildung zusammenhängt mit der Umbeugung des embryonalen Vorderkörpers um die im Herzen gelegene Queraxe. So lange nämlich der Embryo noch gerade gestreckt ist, fehlt wenigstens, wie sich zeigen wird, jener Hügel vollständig.

Fig. 9 zeigt die Innenfläche des halbirtten Kopfes eines Tauben-embryo von etwa 10 Tagen und ist dazu bestimmt, die weitere Entwicklung des *colliculus palato-pharyngeus* zur Anschauung zu bringen. Abgesehen von seiner Grössenzunahme, in Folge deren er mit seiner unteren Hälfte beträchtlich über die Ebene der seitlichen Vorderdarmwand hervorragt, theilt er sich nach vorwärts in zwei Schenkel, von denen der hintere ziemlich in senkrechter Richtung aufsteigt, während der vordere parallel dem unteren Rande des Oberkiefers nach vorn sich erstreckt. Letzterer Schenkel, das *crus inferius*, ist die erste Andeutung des Gaumengewölbes, so dass jetzt schon die Theilung des gemeinsamen Nasenmundhöhlenraumes, in einen oberen Nasenraum und unteren Mundhöhle eingeleitet wird, obgleich bekanntlich bei den Vögeln eine vollständige Gaumenbildung nicht erfolgt. Die hinteren Schenkel beider Seiten verwachsen späterhin mit ihren oberen Enden, desgleichen die medialen Flächen des Wurzeltheiles beider Hügel. Auf diese Weise kommt es zur Ausbildung eines gemeinsamen Raumes, der nach abwärts sich spaltförmig öffnet. Da aber hinter dem aufsteigenden Schenkel jederseits die pharyngeale Tubenmündung (*t*) liegt, so laufen beide Tubenmündungen in jene gemeinsame Lacune aus, wie dies beim erwachsenen Huhn früher beschrieben ist. Ueber das Vorrücken der pharyngealen Tubenmündung vergleiche man A. KUNKEL in HASSE's anatomischen Studien Bd. I.

Die nähere Ausbildung der berührten Tube selbst kann nur an Schnitten hinreichend erkannt werden und unterlasse ich es daher an dieser Stelle weiter darüber zu sprechen. Die Verschiedenheit des *colliculus palato-pharyngeus* von der entsprechenden Bildung bei den Säugethieren glaube ich um so weniger betonen zu müssen, als ich die Entwicklung der Tube bei den Säugethieren an anderer Stelle näher zu verfolgen beabsichtige.

Nachdem wir nun sowohl die Veränderungen, welche an der äusseren, als auch die, welche an der innern Seite der Kiemenbögen ablaufen, ausführlich betrachtet haben, wenden wir uns zur näheren



Beschreibung des von den Kiemenbögen umfassten oberen Abschnittes des Vorderdarmes.

Um aber eine genaue Vorstellung von der Gestaltung des Vorderdarms in der Schlundgegend zu erhalten, so wie seine Beziehungen zu den Kiemenspalten und später zur Anlage des Mittelohres kennen zu lernen, wurden sowohl Serien von Querschnitten, als von Frontalschnitten aus verschiedenen Stadien angefertigt, die einzelnen Schnittreihen der besseren Uebersicht wegen mit dem Prisma gezeichnet und so zu einem anschaulichen Bilde zusammengefügt.

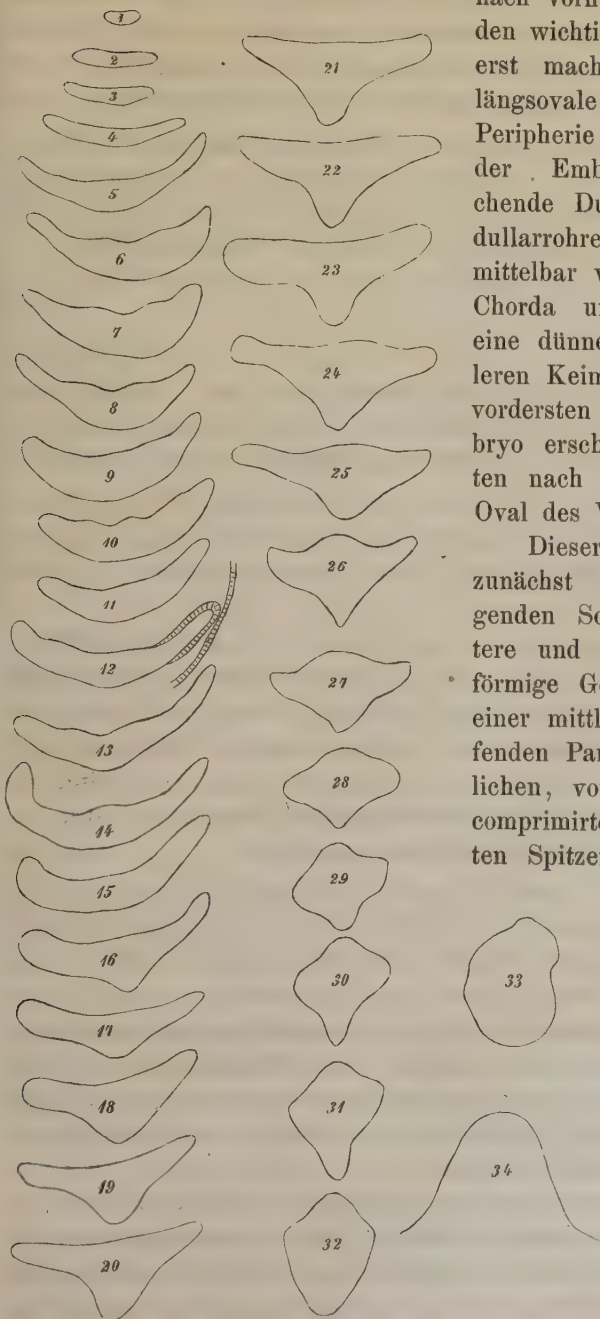
### C. Verhalten des Vorderdarms auf Querschnitten.

Es schien mir zweckmässig auf ein möglichst frühes Stadium zurückzugreifen, einmal weil wir uns bei der Einfachheit der Verhältnisse das Verständniss der späteren Entwicklungsstufen erleichtern, dann um bei noch geschlossenen Kiemen die Beziehungen des Vorderdarms zu dem Durchbruch der Spalten kennen zu lernen.

Ich zerlegte daher einen 2 Tage alten Embryo von seinem Kopfe bis zur vorderen Darmöffnung in eine Schnittreihe, welche in beistehendem Holzschnitte dargestellt ist. In den Abbildungen sind bloss die Contouren des Vorderdarms wiedergegeben, bei Fig. 12 lässt sich auch das Verhältniss der Vorderdarmwand zum Ectoderm erkennen. Auch verweise ich zum bessern Verständniss auf Taf. IX Fig. 35, die uns ein stark vergrössertes Bild des Vorderdarms aus dieser Zeit gibt. Die wirklichen Distanzen zwischen den einzelnen Schnitten betragen  $\frac{1}{30}$  Mm. und da die Zeichnungen 52fach vergrösserte Bilder geben, folgen sie in Zwischenräumen von  $\frac{52}{30}$  Mm. aufeinander. Hierbei sei zugleich bemerkt, dass es bei der Krümmung des embryonalen Kopfendes trotz der grössten Sorgfalt unmöglich war die Schnitte so zu legen, dass beide Seitentheile immer in gleicher Höhe getroffen wurden. Diese Differenz lässt sich jedoch leicht ausgleichen und wirkt daher nicht störend.

Man sieht, dass der Vorderdarm nach oben in eine kurze Spitze (der späteren RATHKE'schen Tasche) ausläuft, welche Partie jedoch als der eigentlichen Schlundgegend nicht angehörig kein weiteres Interesse für uns hat. Unmittelbar hinter der Spitze jedoch beginnt der Darm sich in seinem Lumen bedeutend zu erweitern und wir begegnen auf

Fig. 2.



dem Querschnitte von hinten nach vorn schreitend folgenden wichtigen Gebilden. Zuerst macht sich der grosse längsovale von der hinteren Peripherie bis über die Mitte der Embryonalanlage reichende Durchschnitt des Medullarrohres bemerklich, unmittelbar vor seiner Mitte die Chorda und von ihr durch eine dünne Schicht des mittleren Keimblattes getrennt im vordersten Abschnitte des Embryo erscheint das von hinten nach vorn plattgedrückte Oval des Vorderdarmkörpers.

Dieser zeigt nun in den zunächst nach abwärts folgenden Schnitten eine breitere und zugleich halbmondförmige Gestalt, besteht aus einer mittleren, stärker klaffenden Partie und zwei seitlichen, von vorn nach hinten comprimierten, mit abgerundeten Spitzen versehenen Fortsätzen, die sich sanft nach hinten krümmen.

Die hintere Wand des Darmes verläuft als leichte Wellenlinie mit nach vorn schwach convexer Krümmung und ist aus einem feinen, einschich-

tigen Plattenepithel gebildet, während die vordere Darmwand bedeutend stärker convex gebogen ist und ihren Verlauf durch ein höheres kubisches Epithel bezeichnet, welches über die Umbiegungsstelle nach hinten sich fortsetzt und sich verflachend in das Epithel der hinteren Wand übergeht. Vergl. Taf. IX Fig. 35.

Bei der vorhandenen, längsovalen Durchschniffsfigur des embryonalen Körpers und der geschilderten Krümmung des Darmes kommt es, dass seine seitlichen Enden fast parallel mit dem Ectoderm, mit schwacher Convergenz nach hinten, verlaufen. Dabei bleibt zwischen ihnen und dem äusseren Keimblatt trotzdem eine dicke Schicht des Mesoderm.

Die Mundbucht ist in diesem Stadium schon deutlich markirt. sie beginnt im oberen Abschnitte des Darmes flach, vertieft sich nach abwärts, indem die Kieferleisten an Höhe gewinnen, so dass zuletzt die Epithelflächen des Ecto- und Endoderm sich berühren.

Dieses geschilderte Verhalten der embryonalen Querschnittsfigur bleibt zunächst, wie man an den Abbildungen sieht, ungefähr dasselbe, weiter abwärts jedoch treten bemerkenswerthe Veränderungen auf.

An der Stelle nämlich, wo sich zuerst die LabyrinthEinstülpung als grubenförmige Vertiefung an der Seite des Embryo bemerkbar macht, sehen wir zugleich, dass der Darm, welcher sich bisher mit seinen seitlichen Fortsätzen stets in angemessener Entfernung vom Ectoderm hielt, sich diesem so genähert hat, dass sein Epithel an den Spitzen mit dem des äusseren Keimblattes etwa in der Mitte der embryonalen Peripherie in breite Berührung tritt.

An dieser Stelle, müssen wir vermuthen, wird es also zunächst zum Durchbruch und demnach zur Bildung einer Kiemenspalte kommen. Dabei ist jedoch bemerkenswerth, dass sich an Querschnitten kaum entscheiden lassen wird, ob sich das äussere Blatt, wie REMAK annahm, an der Spaltbildung durch eine entgegenkommende Einstülpung betheiligt, oder ganz passiv verhält. An Flächenbildern habe ich, wie oben erwähnt, im Bereich der zweiten, dritten und vierten Spalte ganz bestimmt leichte radienförmige Vertiefungen des Ectoderm vor dem Durchbruch wahrgenommen.

Dieser eigenthümlichen Annäherung des Darmes an das äussere Keimblatt begegnen wir in der ganzen Serie nur einmal: es geht daraus also hervor, dass sich die Spalten nicht gleichzeitig bilden, sondern dass die Gegend der ersten Spalte zu-



nächst zum Durchbruch vorbereitet wird, denn wir befinden uns am Ende der Mundbucht, also am unteren Rande des ersten Kiemenbogens.

Die seitliche Berührungsstelle des Endoderms mit dem Ectoderm hat von oben nach unten nur eine geringe Ausdehnung, so dass sie sich nur über 2 Schnitte à  $\frac{1}{30}$  Mm. erstreckt, denn weiter abwärts sehen wir die Enden des Darms wieder wie früher, weit vom äusseren Blatte zurückgezogen.

Die Mundbucht ist, sobald wir mit dem Schnitt das Labyrinth streifen, verschwunden, an ihrer Stelle treffen wir jetzt auf die Herzanlage.

Die Gestalt des Darmes selbst zeigt zunächst keine wesentlichen Abweichungen von der früheren Form, nur erscheinen die Enden etwas stärker nach rückwärts gekrümmt.

Weiter abwärts jedoch, vom siebzehnten Schnitte an, verliert er sehr bald seine dorsale Krümmung. Die hintere Wand erhält dadurch einen gerade gestreckten Verlauf, die Enden erscheinen mehr abgerundet, während die vordere Wand in der Mitte eine weite Ausbuchtung nach vorn zu treiben anfängt. Indem diese nach unten sich immer deutlicher als erste Anlage der Schilddrüse (W. MÜLLER) und der noch ungeschieden in einander übergehenden Luftwege ausprägt, erhält der Darm eine dreieckige, fast herzförmige Gestalt.<sup>6</sup>

Die inneren Blätter des gespaltenen Mesoderms liegen weiter abwärts der vorderen Darmwand unmittelbar an, um nach vorn mit einander in Berührung zu treten. Allmähig wird diese Berührung jedoch dadurch aufgehoben, dass der Darm sich mehr und mehr nach vorn ausstülpt, bis er sich endlich zur vorderen Darmpforte öffnet.

Wir gehen jetzt über zur Beschreibung des Vorderdarms von einem 3—4 tägigen Hühnchen, bei dem die 4 Kiemenpalten noch geöffnet sind. Auch hier ist eine fortlaufende Reihe von Abbildungen aus der für uns wichtigsten Strecke des Vorderdarms wiedergegeben (S. Taf. VII Fig. 11—19).

Wenn wir von oben beginnen, so sehen wir, dass die Scheidewand, welche im vorigen Stadium die Mundbucht von der Vorderdarmhöhle trennte, die Rachenhaut REMAK's. in ansehnlicher Ausdehnung zerrissen ist, so dass sich das Darmrohr nach vorn klaffend öffnet,

während seine seitlichen Partien vom Oberkieferfortsatz bogenförmig umgrenzt werden.

Gehen wir weiter abwärts zur Gegend des Unterkieferfortsatzes, so finden wir den Darm auf dem Querschnitt von eigenthümlichem Aussehen, welches sich von dem des früheren Alters in höchst merkwürdiger Weise unterscheidet und daher unsere Aufmerksamkeit in höchstem Grade beansprucht. Die frühere halbmondförmige Gestalt ist hier durch besondere Bildungen verdeckt.

Wir unterscheiden nämlich eine mittlere gleichmässig weite Partie, von der jederseits zwei seitliche verschmälerte Ausbuchtungen oder Hörner abgehen, von denen die hinteren (*st*), wie sich aus der Betrachtung der betreffenden Figuren (Fig. 12—16) ergibt, die Richtung nach rückwärts, die anderen (*sl*) nach vorn einschlagen. Beide werden durch eine das Epithel des Vorderdarms convex gegen sein Lumen vordrängende Wucherung des mittlern Keimblattes (*c*) getrennt.

Diese eigenthümliche Gestalt des Darms erhält sich im grossen und ganzen so lange, als wir uns im Bereich des Unterkieferfortsatzes befinden. Hinsichtlich der Grösse der Fortsätze treten aber auffallende Verschiedenheiten auf. Die beiden vorderen Hörner des Darms nämlich haben an der Grenze zwischen Ober- und Unterkieferfortsatz ihre grösste Tiefe, indem sie sich in die zwischen beiden befindliche Spalte und mit dieser nach aussen öffnen (Fig. 12 rechts), weiter abwärts verflachen sie sich nach und nach, um an dem untern Rande des ersten Bogen aufzuhören.

Ein umgekehrtes Verhalten zeigen die hinteren Hörner, sie sind anfangs kaum angedeutet, vertiefen sich nach abwärts mehr und mehr, um zuletzt in die erste Kiemenspalte überzugehen (Fig. 15 und 16).

Der hügelförmige Vorsprung in das Darmlumen, welcher beiderseits die Veranlassung zu der genannten Gestaltveränderung des Darmes gibt, ist es nun, welcher oben in der Gesamtheit mit dem Namen *colliculus palato-pharyngeus* bezeichnet wurde. Die beiden Hörner aber, die zu seinen Seiten liegen, sind die Querschnitte der längs des *colliculus palato-pharyngeus* herablaufenden Furchen, deren vordere wir bereits als *sulcus lingualis*, die hintere als *sulcus tubo-tympanicus* kennen.

Für letzteren *sulcus* charakteristisch ist der Umstand, dass er sich überall beiderseits vom Darm dort abzweigt, wo seitlich von

der Chorda die hintere Darmwand durch die Kiemenarterie etwas vorgetrieben wird und dass er sich mit seinem Grunde höchstens bis zu dem Punkte erstreckt, wo sich der äussere Durchschnitt desselben Gefässes, das bei seinem bogenförmigen Verlauf zweimal vom Schnitt getroffen werden muss, befindet.

Sobald wir den Unterkiefer verlassen öffnet sich der Vorderdarm in die erste Spalte (Fig. 15 u. 16) indem sein Epithel ohne bemerkenswerthe Grenzen in das des äussern Keimblattes übergeht. Von hier an nach abwärts ist die vierfach gebuchtete Gestalt des Darms vollständig verschwunden. Er zeigt ein einfach spaltförmiges Lumen (Fig. 17—18).

Seine Tiefe ist hier verhältnissmässig gross, während die Dimensionen seines Querdurchmessers verringert sind und sich seine seitlichen Enden wegen der zunehmenden Dicke der Halswand in ziemlicher Entfernung vom Ectoderm befinden.

Im Bereich des zweiten Bogens begegnen wir auch dem schon völlig vom Ectoderm abgeschnürten Labyrinthbläschen.

#### Embryo vom sechsten Tage.

Der Embryo, mit dem wir es hier zu thun haben, ist derselbe, dessen Flächenbild wir schon oben in Fig. 3 beschrieben haben. Die Spalten sind geschlossen mit Ausnahme einer kleinen hinteren Stelle der ersten Spalte. Der frühere Verlauf der ersten Spalte wird noch durch eine seichte Furche angedeutet, der Hügelkranz und die Diagonalfurche sind bereits deutlich ausgebildet. Dieser Embryo wurde in Schnitte zerlegt, welche genau parallel der ersten Kiemenfurche also fast in querer Richtung durch den Hals verlaufen. Von diesen Schnitten ist Fig. 23, als der wichtigste, vollständig wiedergegeben, Fig. 22 ist der zunächst nach oben folgende, Fig. 24 der zweite zunächst nach unten.

Die Fig. 23, welche dem untern Rande des ersten Bogens entspricht, soll zunächst untersucht werden.

Die Vorderdarmhöhle erscheint, wie früher, vor allem wieder 4 buchtig und beginnen die sulci tubo-tympanici genau vor dem inneren Durchschnitte der Kiemenarterie, um vor dem äusseren zu enden.

Es dürfte vielleicht auffallen, dass der sulcus lingualis und mit ihm der colliculus palato pharyngeus (*sl* u. *cpp*) flacher erscheint als man erwarten möchte. Dies rührt jedoch zum Theil daher, dass der Schnitt, wie gesagt, dem untern Rande des ersten Bogens angehört, an welchem der genannte Hügel endigt (entsprechend den Fig. 15 u. 16). Indessen ist der Hügel in unserem vorgerückteren

Stadium, des starken Breitenwachsthumes des Kopfes wegen, auch in weiter vorwärts gelegenen Schnitten relativ niedriger, aber breiter, als zuvor, um erst später, wie wir noch sehen werden, stark zu wachsen.

Was den sulcus tubo-tympanicus betrifft, so erstreckt er sich (Fig. 23 *st*) am weitesten seitlich und rückwärts und ist besonders die Rückwärtsbiegung deutlich ausgesprochen. Das Ectoderm zeigt aber in dieser Figur nicht mehr den einfachen Verlauf wie früherhin, vielmehr sehen wir zunächst nach hinten und aussen in der Verlängerung der Spitze des sulcus tubo-tympanicus eine leichte Einsenkung und einen ventralwärts von ihr sich erhebenden Hügel (*cp*). Weiter vorwärts von ihm liegt eine zweite breitere Einsattelung (*m*), an deren vorderen Ende die Substanz des Kiemenbogens rasch sich wiederum erhebt (*ca*), um alsdann in unregelmässiger, wellig gebogener Curve zur Medianlinie zu gelangen. An den weiter abwärts gelegenen Schnitten nimmt der sulcus tubo-tympanicus sehr rasch an Tiefe ab, wie Fig. 24 zeigt. In letzterem Schnitt ist dagegen bereits das Labyrinth getroffen, welches im vorhergehenden noch fehlte. An den noch weiter nach vorwärts gelegenen Schnitten (Fig. 22) ist der sulcus tubo-tympanicus zwar vorhanden, doch erstreckt er sich seitlich und rückwärts minder weit.

Beziehen wir nunmehr die aus den Schnitten gewonnenen Ergebnisse auf das Flächenbild (Fig. 3), so lässt es sich unschwer ermitteln, dass wir in dem Vorsprung *cp* den colliculus posterior des ersten Bogens vor uns haben und in dem Vorsprung *ca* den colliculus anterior desselben Bogens. Die zwischen beiden Vorsprüngen gelegene Einsattelung entspricht aber offenbar der vom Schnitt getroffenen Diagonalfurche. Wir begegnen den Hügeln und der Diagonalfurche natürlich auch noch auf jenen Schnitten, die von dem zunächst oberhalb und unterhalb gelegenen Gebiete stammen. Auch der hinterste Theil der ersten Spalte, dessen Flächenbild (Fig. 3) auf noch nicht vollständige Verwachsung schliessen liess, ist in einigen Schnitten deutlich erkennbar. Letzteres Verhältniss, ebenso wie die Frage des bestimmten Anthells der beiden ersten Kiemenbögen an der Herstellung der Bilder wird erst später bei Beschreibung der Frontalschnitte berücksichtigt werden. Die wesentlichen Eigenschaften der gewonnenen Bilder erleiden jedoch durch die angegebenen noch zu erledigenden Punkte keinerlei Veränderung.

Man könnte jetzt vielleicht noch in Zweifel sein, was aus dem vorangehenden Befunde zu folgern sei. Insbesondere könnte man



geneigt sein, die der Linie *ab* entsprechende Einbiegung des Ectoderm für eine Stelle besonderer Wichtigkeit zu halten. Jeder Zweifel hebt sich aber sofort bei der Untersuchung eines weiter entwickelten Stadiums. Fig. 25 zeigt ein solches von einem

### Embryo von 9 Tagen.

Die Schnittrichtung ist die auf Fig. 6 angegebene, entspricht daher im wesentlichen der vorher angewendeten. Fig. 25 zeigt den *sulcus lingualis* und *sulcus tubo-tympanicus*, dessen letzteres laterales blindes Ende als eine Erweiterung (*ct*). Gegenüber dieser Erweiterung an der Aussenfläche des embryonalen Kopfes stossen wir auf eine sehr bedeutende Einsenkung, welche von hinten her allmählich sich vertieft und an ihrer ventralwärts gelegenen tiefsten Stelle durch einen steil sich erhebenden mächtigen Vorsprung nach vorwärts abgeschlossen wird. Der *colliculus palato-pharyngeus* (*cpp*) ist beträchtlich gewachsen und drängt weit gegen die Medianebene vor. Aus dem Unterkieferfortsatz (*u*) ist nunmehr ein kräftiges Organ geworden.

Auch Fig. 25 entspricht der breitesten lateralen Erstrückung des *sulcus tubo-tympanicus*. Weiter nach vorwärts nimmt er wiederum allmählich, nach hinten rasch an Ausdehnung ab.

Der *colliculus posterior* (*cp*) ist fast verstrichen, um so stärker erhebt sich der *colliculus anterior*, als welcher der Ursprung *ca* aufzufassen ist. Von einer hinter dem *colliculus posterior* gelegenen Einsenkung, wie sie auf Fig. 23 entsprechend der Linie *ab* hervortrat, ist jetzt in diesem Stadium nichts mehr zu sehen.

Wer aber möchte noch zweifeln, dass wir in der tiefen winkligen Einsenkung *m* der Figur 25 die Anlage des äusseren Gehörganges vor uns haben und dass dieselbe die weiter entwickelte Vertiefung *m* (Fig. 23) darstellt. Doch untersuchen wir noch vor allem die genannten Verhältnisse in weiterer Ausbildung. Hierzu ist ein

### Embryo von 12 Tagen

am geeignetsten. An diesem Embryo (Fig. 27), welcher in der Fig. 7 durch einen Pfeil angegebenen Richtung geschnitten wurde, ist zunächst der äussere Gehörgang bedeutend tiefer geworden, obgleich seine Form sehr leicht auf das vorausgehende Stadium zurück zu beziehen ist. Sie zeigt indessen doch schon eine bestimmte Gliede-

rung, die vorher fehlte, oder nur angedeutet war. Dies gilt insbesondere von dem Grunde des Gehörganges, der als eine fast ebene Platte gegen den rückwärts gelegenen mehrfach gebogenen Abschnitt des äussern Gehörganges in einen allerdings beträchtlich stumpfen Winkel gestellt ist. Derjenige Winkel dagegen, in welchem die genannte Grundplatte zu dem vorderen Hügel steht, ist noch bedeutend spitzer als zuvor und beträgt kaum 20 Grad.

Ist es aber nicht unzweifelhaft, dass das erweiterte Ende des sulcus tubo-tympanicus (*ct* Fig. 25) als der Anfang einer viel weiter gehenden Höhlenbildung erscheint, die wir bei dem 12tägigen Embryo sicher als Paukenhöhle auffassen müssen. Jene erweiterte Stelle beim 9tägigen Hühnchen erscheint daher als erste Andeutung der Paukenhöhle und nur ein bedeutender Resorptionsprocess kann es sein, welcher eine solche Umwandlung herbeizuführen vermag. — Vergessen wir aber nicht auch dem Trommelfell des 12tägigen Hühnchens unsere Aufmerksamkeit zu widmen. Dasselbe stellt in diesem Stadium eine ansehnliche Platte (*mt*) zwischen der Paukenhöhle und dem Gehörgang dar. Die mikroskopischen Verhältnisse desselben werden jedoch später beschrieben werden. Die Columella (*c*) ist knorplig angelegt, mit ihrem Fusse die Wand des Labyrinthes (*l*) erreichend, mit ihrem Kopfe an das Trommelfell herantretend. Die Tuba ist auf diesem Schnitte nicht getroffen.

Das Trommelfell des 9tägigen Hühnchens Fig. 25 grenzt sich von dem äussern Gehörgang nach hinten noch nicht deutlich ab. ist aber absolut ungefähr doppelt so dick, als das des 12tägigen, wie vorher nur im allgemeinen bemerkt werden soll.

Vergleichen wir noch das Trommelfell des 9tägigen mit dem des 6tägigen Hühnchens (Fig. 23) und dieses wiederum mit den Ergebnissen, die vom 4tägigen Hühnchen gewonnen wurden Fig. 11 — 19, so ist der Grundplan des Entwicklungsprocesses sowohl der Ohrtrumpete und Paukenhöhle, als auch des Trommelfells und des äussern Gehörganges nunmehr vollständig durchsichtig geworden.

Wir sehen also, dass nicht diejenige Einsenkung der äusseren Kopfhaut, welche in der Verlängerung des sulcus tubo-tympanicus nach hinten und auswärts gelegen ist (Fig. 23 Linie *ab*), die Anlage des Gehörganges und in Folge dessen die zwischen jener Einsenkung und dem blinden Ende des sulcus tubo-tympani gelegene Substanzplatte das primitive Trommelfell darstellt, — dieser Entwicklungsmodus würde zum Theil der bisher herrschenden Ansicht entsprechen —, sondern dass diese Gebilde aus einem weiter ven-

tralwärts gelegenen viel ausgedehnteren Abschnitte der Gesichtswand ihren Ursprung nehmen. So kommt es, dass das Trommelfell mit dem hinteren blinden Ende des sulcus tubo tympanicus überhaupt in keiner Beziehung steht, indem seine Schleimhautfläche einem bestimmten und ansehnlichen Bezirke des ventralen Abschnittes der Vorderdarmwand entspricht.

So verhält sich der Gegenstand beim Hühnchen und wenn schon von vornherein ein principieller Unterschied in der Entwicklung der genannten Gebilde bei den Säugethieren nicht zu erwarten war, so genügt ein Blick auf Fig. 26, die einen Querschnitt durch die entsprechende Kiemengegend eines Rehbembryo wiedergibt, um von der vollständigen Homologie dieses Entwicklungsprocesses überzeugt zu sein.

Es versteht sich von selbst, dass im Verlaufe dieser Untersuchung auch andere Schnittrichtungen geübt wurden, als die bisher verwendeten. So war es insbesondere diejenige, welche die Kiemenbögen und Kiemenfurchen nicht parallel, sondern senkrecht, trifft, durch deren Anwendung theils Bestätigung, theils Erweiterungen der gewonnenen Ansichten erwartet werden dürfte. Die auf diese Weise gewonnenen Schnitte sind im Folgenden als

### Frontalschnitte

bezeichnet.

Wiewohl die Aussen- und Innenwand der Kiemenbögen in den verschiedenen Stadien ihrer Ausbildung schon auf Flächenbildern untersucht worden ist und obgleich Reihen von Querschnitten zu Hülfe gezogen worden sind, so wird man die Aneinanderfügung der Querschnittreihen zu einem einheitlichen Ganzen erst durch die Herbeiziehung von Frontalschnitten vollständig zu erreichen im Stande sein. Erst diese werden uns einen sichern Aufschluss geben können über Offensein oder Verschluss, sowie über die Art und den Grad des Verschlusses der Kiemenspalten. Letzteres wird sich als besonders wichtig zeigen für die Bestimmung des Antheils, welchen die beiden ersten Kiemenbögen an der Bildung des Trommelfells nehmen. Dass nicht bloß eine Naht zwischen den Kiemenbögen zur Anlage des Trommelfells Veranlassung gibt, wurde bereits zur Genüge klar gestellt, ob dagegen der erste oder zweite Bogen, oder beide zusammen die Construction des Trommelfells bewerkstelligen, ist aus dem Vorhergehenden nicht ohne Weiteres gewiss.

Betrachtet man die verschiedenen Querschnittreihen, so ergibt sich übrigens von vornherein eine gewisse Schwierigkeit durch die Gegenwart des *colliculus palato-pharyngeus*, welcher von Frontalschnitten durch den ersten Kiemenbogen der Länge nach getroffen wird und gerade an derjenigen Stelle vorzuspringen anfängt, welche der Spitze des äusseren Gehörganges gegenüberliegt. Dieser Umstand darf jedoch nicht abhalten gegenüber dem bedeutenden Nutzen Frontalschnitte in den Bereich des Studiums zu ziehen.

Der in Fig. 2 im Flächenbilde wiedergegebene Embryo von 4 Tagen wurde in eine vollständige Reihe von Schnitten zerlegt, deren Richtung genau senkrecht den Verlauf der ersten Kiemenspalte krenzte. Zunächst erhalten wir die Bestätigung, dass die hinterste in der Figur durch einen tiefen schmalen Schatten gekennzeichnete Strecke der ersten Spalte in der That in noch offener Communication mit der Vorderdarmhöhle steht. Diese Stelle ist in der Figur 29\* sichtbar.

An einem Schnitt, welcher die beiden Bögen an einer weiter ventralwärts gelegenen Stelle trifft und zwar an derjenigen, welche in der Figur 2 mit \* bezeichnet und wo, wie wir wissen, der äussere Gehörgang und das Trommelfell sich entwickelt, sehen wir, dass die Verwachsung beider Bögen thatsächlich bereits eingetreten ist (Fig. 30\*). Die Tiefe der Verwachsung ist an dieser Stelle, wie die Figur zeigt, nicht beträchtlich. Die schmale Substanzbrücke, an welcher alle drei Keimblätter sich betheiligen, lässt keine epitheliale Naht mehr erkennen, vielmehr schiebt sich das Mesoderm von einem zum andern Bogen zwischen Ecto- und Endoderm hindurch. Auf den Modus der Verwachsung jetzt näher einzugehen liegt nicht in meiner Absicht, sondern einfach die Thatsache zu constatiren.

Was die zweite Kiemenspalte betrifft, so zeigt sich dieselbe noch vollständig klaffend, während der zweite Kiemenbogen die Aussenfläche des dritten bereits zu umfassen beginnt. Die Wandstärke beider Bögen ist im übrigen eine beträchtliche, wie schon die Querschnitte lehrten.

### Embryo von 7 Tagen.

Die hinterste Strecke der früheren ersten Kiemenspalte ist nunmehr geschlossen, eine breite Nath vereinigt den ersten und zweiten Bogen Fig. 31. An derselben Figur ist die Form und Lage des primitiven Paukenhöhlenabschnittes dieser Gegend kenntlich, deren



untere Wand nahezu in der Richtung der Kiemennaht liegt, die Höhle selbst liegt demgemäss hier im Bereich des ersten Bogens und zwar an dessen Innenseite. Ein Schnitt durch denselben Embryo an einer weiter ventralwärts gelegenen Stelle entsprechend der Anlage des Gehörganges geführt (Fig. 32), zeigt die von aussen nach einwärts gerichtete Einbuchtung des Gehörganges und ihr ungefähr gegenüber die Ausbuchtung des *sulcus tubo-tympanicus* (*stt*). Die Spitzen beider Buchten liegen sich doch nicht genau gegenüber, vielmehr schneidet die des *sulcus tubo-tympanicus* in die Substanz des zweiten Bogens ein. Die äussere und innere Grenzlinie des ersten Bogens bildet flach gestreckte, diejenige des zweiten Bogens steile Curven.

Wenden wir uns nun zu der Frage nach dem Antheil beider Bögen an der Bildung des Trommelfells, so möchte die Betrachtung der Flächenbilder leicht die Vorstellung erwecken, als wenn der hintere Hügel des zweiten Bogens nicht allein zur Bildung der hinteren Wand des Gehörganges, sondern auch zur Anlage des Trommelfells selbst verwendet werde. Gewiss ist aber nur, dass im Bereich der früher sogenannten Diagonalfurche auch die Anlage des Trommelfells gesucht werden müsse.

In Fig. 10 ist auf das innere Flächenbild des Medianschnittes eines siebentägigen Hühnchens das äussere Flächenbild nach Prismenzeichnungen aufgepasst. Die Vorderdarmhöhle ist dunkel schraffirt, während die Linien des äussern Flächenbildes roth gehalten sind. Man erkennt darum an dieser Doppelfigur auf den ersten Blick, welche wichtigen Theile sich einander decken. So sehen wir den *sulcus tubo-tympanicus* mit seinem untern Ende längs der Diagonalfurche nach aufwärts steigen, um noch eine Strecke weit jenseits derselben zu verlaufen. Auch hiernach könnte es noch scheinen, als ob der hintere untere Hügel zu den Anlagen des Gehörganges und zugleich des Trommelfells sich umbildet. Um jedoch den richtigen Maassstab zu finden, müssen wir zurückgreifen auf dasjenige Stadium, in welchem bei einem 4tägigen Hühnchen (Fig. 2) die kritische Strecke der ersten Kiemenspalte bereits ohne Nahtspur ist, wie uns die Frontalschnitte selbst soeben gelehrt haben. Ist aber einmal hier die Substanz beider Bogen eine einzige ungeschiedene, so können nur die Dickenverhältnisse beider Bogen, bezüglich deren Betheiligung an den fraglichen Anlagen Aufschluss geben, während wir die Nahtbildung selbst als völlig unbrauchbar für diesen Zweck bei Seite lassen müssen. Die Dickenverhältnisse zeigen aber, dass der erste Bogen gegen den zweiten hin allmählig sich zuspitzt,

um vermittelt der zugespitzten Stelle in die breite Wölbung des zweiten Bogens überzugehen. Die Lage der früheren Naht werden wir an dem Uebergang des zugeschärften unteren Randes des ersten Bogens in den zweiten vermuthen müssen. Da aber die Substanz des Trommelfells vor dieser Uebergangsstelle liegt, so müssen wir sie dem ersten Bogen zurechnen.

Hieraus geht aber hervor, dass die mit dem Trommelfell in Berührung kommende Strecke der ersten Kiemenspalte längs dessen unterem hinteren Rande verlaufen muss. Mit diesem Ergebniss stimmt die Nervenversorgung des Trommelfells in der That überein.

## D. Histologisches.

### 1. Branchialsuturen.

Die Kiemenspalten des Hühnchens entstehen, wie wir gesehen haben, alle auf übereinstimmende Weise, die verschiedenen durch diese Vorgänge entstandenen Bögen verwachsen aber keineswegs auf ein und dieselbe Weise. Fassen wir zunächst die Zerreissungslinie in das Auge, so ergibt sich, dass dieselbe längs der Berührungsflächen des Endoderm und Ectoderm der Schlundwand, entsprechend denjenigen Ausstülpungen des Endoderm, die als Kiementaschen zu bezeichnen wären, erfolgt. In letzteren fehlt jede Spur des Mesoderm (vergl. Fig. 347, die einen Frontalschnitt durch die Kiemengegend eines 4—5 tägigen Embryo darstellt). In der Wand der Taschen zeigen sich hierselbst die beiderseitigen Zellenlager aneinander gelöthet, so dass eine Andeutung ihrer früheren Trennung nur an einigen Stellen bemerkbar ist. Zugleich ist die Dicke der Platte geringer als das aneinander gelegte Ectoderm und Endoderm betragen würde. Da ursprünglich die Dicke eine grössere sein musste, so werden wir an einen Dehnungs- oder Schrumpfungsprocess denken müssen, der dies bewirkte.

Das Ectoderm des Bogens besitzt eine tiefere aus Cylinderzellen bestehende Schleimschicht und eine aus Plattenepithel zusammengesetzte Hornschicht, das Endoderm des Bogens lässt an dieser Stelle zwei deutlich geschiedene Lagen rundlicher Zellen erkennen. Doch in der Wand der Branchialtasche kommen Cylinderzellen nicht vor. Ist die Zerreissung der verschiedenen Kiementaschen erfolgt, so geschieht dieselbe nicht, ohne dass die Reste der Taschen einige Zeit hindurch sichtbar bleiben. Sie zeigen sich als kleinere, oder

grössere epitheliale Wülste, *noduli branchiales*, welche einigermaßen an die Epithelspitzen der embryonalen Extremitätenenden erinnern, zum Theil aber erscheinen sie als längere Fortsätze, oder Stränge von unregelmässiger Gestalt, die mit dem einen Ende am Bogen befestigt sind, während das andere deutliche Rissspuren an sich trägt (Fig. 33*n*, 34*n*). Welche Ursache es auch sein mag, von welcher die Sprengung der Branchialtaschen, eben so der REMAK'schen Rachenhaut ausgeht, gewiss ist, dass die einander zugekehrten Risslinien der verschiedenen Kiemenbögen keineswegs durchgängig bei der seltsamer Weise sehr bald nachfolgenden Verwachsung der Kiemenbögen eine Rolle spielen. Im Gegentheil treten nur beim Verschluss der ersten Kiemenspalte die früheren Rissränder, deren Lage immer noch kenntlich ist, wieder mit einander in Berührung und leiten die Verschmelzung ein (Fig. 20 I u. II). Der zweite Kiemenbogen dagegen schiebt sich, wie schon früher bemerkt, über die Aussenfläche des dritten hinweg, der dritte weniger stark über den vierten. Die Umfassung des dritten Bogen durch den zweiten ist so vollkommen, dass ein beträchtlicher Theil des Endoderm des zweiten Bogens das Ectoderm des dritten Bogens von aussen zunächst überlagert, um bald darauf mit ihm zu verschmelzen.

Die Verwachsung zweier sich einander berührender Epithelflächen hat überhaupt im ersten Augenblick immer etwas befremdliches, wenigstens für denjenigen, welcher mit fertigen erwachsenen Epithelien zu rechnen gewohnt ist, da Epithel und Epiderm eher dazu vorhanden zu sein scheinen zwei Gewebemassen von einander zu trennen, statt sie zu verbinden. In embryonalen Zuständen aber hat dieses Verhältniss keine durchgehende Geltung. Oefter, sogar in den wichtigsten Fällen, sehen wir hier bekanntlich Verwachsung von Epithelplatten. Ich erinnere an die Verschliessung des Medullarrohrs, des Labyrinthbläschens, der secundären Augenblase u. s. w.

Bei den Kiemenbögen müssen wir daher nach dem Vorausgegangenen zwischen Verwachsung der Kiemenränder und der Kiemenflächen unterscheiden.

Die Randverwachsung beginnt in der Weise, dass blos zwei schmale Säume anfänglich sich berühren und darauf verschmelzen. Diese Verschmelzung geht an gewissen Stellen ausserordentlich rasch vor sich, so dass von einer Nahtspur in der Substanz sich bald nichts mehr erkennen lässt, sondern das Mesoderm des einen Bogens sich ohne Unterbrechung in das des andern Bogens fortsetzt. Nur Einkerbungen der äusseren und inneren Oberfläche bezeichnen noch



die frühere Trennung. Eine solche Stelle ist zum Beispiel gerade diejenige, von welcher die Anlage des Trommelfells ausgeht (Fig. 2\*, Fig. 10\*). Die Verdickung der Substanzbrücke zwischen beiden Bögen geschieht alsdann wahrscheinlich ohne weitere Beanspruchung des Ectoderm und Endoderm, sondern ist allein auf Rechnung des wuchernden Mesoderm zu setzen. Der Verschluss des hinteren Winkels der ersten Kiemenspalte geschieht, wie schon angegeben, beträchtlich viel später und ist die Epithelnaht hier selbst am achten Tage noch deutlich sichtbar (Fig. 31 *sb*).

Das schönste Bild ausgedehnter Flächenverwachsung liefert der zweite und dritte Bogen, indessen verschwindet jede Spur der früheren Trennung auch hier und die Mesodermmassen gehen schliesslich gleichmässig in einander über. In Fig. 20 II u. III linkerseits haben wir ein Bild der noch nicht vollständig abgelaufenen Ueberlagerung des dritten durch den zweiten Bogen. Fig. 21 zeigt einen Frontalschnitt von einem etwa 7 tägigen Hühnchen, an welchem trennende Epithelplatten (Branchialsuturen) zwischen den drei ersten Kiemerbögen nicht wahrzunehmen sind, während äussere und innere Einkerbungen noch auf das frühere Verhältniss hinweisen.

Was geschieht nun aber mit den zwischen den verwachsenden Bögen eingeschlossenen Epithelmassen?

Bei der Randverwachsung handelt es sich freilich nur um verhältnissmässig wenige mitten im Mesoderm lagernde Epithel- und Epidermzellen, bei der Flächenverwachsung aber kommen bedeutende Zellenmassen in Betracht. Gehen diese unter und werden sie resorbiert? Oder nehmen sie die Eigenschaften des umgebenden Mesoderm an oder bleiben sie etwa gar als eigentliche Epithelzellen bestehen, nachdem nur ihr gegenseitiger Zusammenhang gelöst worden ist. Thatsächlich können zu keiner Zeit Zellen, die von den Mesodermzellen verschieden wären, beobachtet werden. Immerhin muss es als ein geistreicher Versuch von Seiten der pathologischen Anatomie betrachtet werden, gewisse tiefe Atherome des Halses auf von den Nähten her zurückgebliebene Epithelien zurückzuführen, wenn es auch schwer sein dürfte, thatsächliche Beweise zu finden.

### Das primitive Trommelfell.

Das Ectoderm und Endoderm eines Hühnchens vom Ende des ersten Tages besitzt je nach dem embryonalen Bezirk sehr verschiedene Beschaffenheit. Für uns ist es von besonderm Interesse zu-



zusehen, wie die genannten Zellenblätter in der Kiemengegend sich verhalten.

In Fig. 35 ist der bezügliche Theil eines Querschnitts durch die Kiemengegend eines 30 Stunden alten Hühnchens dargestellt. Das Epithel des Vorderdarms besteht in seinem dorsalen Abschnitt medianwärts aus platten Zellen, die in ziemlichen Abständen auf einander folgen; diese rücken um so näher zusammen, je näher wir an das seitliche Horn des Vorderdarms gelangen, woselbst sie kubische Form annehmen. Der ventrale Theil zeigt zunächst dieselben kubischen Zellenformen, es folgt darauf eine mittlere Strecke platter Zellen, die in der Gegend der Mundbucht (*mb*) an Höhe wiederum gewinnen und mehr zusammenrücken. Auch die Epidermis ist um diese Zeit noch einschichtig, sie hängt in der Gegend der Mundbucht dicht mit dem Vorderdarmepithel zusammen, ohne dass mesodermale Elemente sich zwischen beide hineinschoben. Die Epidermis ist zugleich um diese Zeit dicker als die Vorderdarmwand. Das Mesoderm zeigt grösstentheils zerstreut liegende ästige Zellen, doch muss es zweifelhaft erscheinen, ob diese Aeste nicht als Kunstproducte aufgefasst werden können.

Bei einem Hühnerembryo vom Ende des zweiten Tages hat sich das bezügliche Bild ansehnlich geändert (Fig. 36  $\frac{200}{1}$ ). Das dorsale Vorderdarmepithel besteht noch aus platten Zellen, an der Umbeugungsstelle in die ventrale Hälfte ist es bereits mehrschichtig und zeigt in letzterer fast durchgängig zwei Zellenlagen. Die Epidermis hat ebenfalls zwei Reihen gleichartiger Zellen. Die Dicke der Epidermis ist etwas geringer als diejenige der Umbeugungsstelle. Das Mesoderm besteht nunmehr aus dichtgedrängten Zellen.

In Fig. 37 ( $\frac{300}{1}$ ) haben wir ein weiteres Entwicklungsstadium vor uns (Hühnchen vom achten Tage). Das dorsale Epithel des Vorderdarms ist ein Uebergangsepithel, welches stellenweise eine zweite Lage bedeckender platter Zellen erkennen lässt, die Umbeugungsstelle zeigt drei bis vier Lagen cylindrischer Zellen, der ventrale Theil dagegen zwei gleiche Lagen polygonaler Zellen.

Der Grund des Gehörganges desselben Embryo zeigt drei Zellenlagen, die tiefste besteht aus cylindrischen, die mittlere aus rundlich polygonalen, die oberste aus platten Zellen (Fig. 39).

Die Epidermis der übrigen Seitenwand des Kopfes desselben Embryo (Fig. 40) besteht dagegen blos aus einer Lage kubischer und einer sie bedeckender Lage abgeplatteter Zellen. Letztere ist die

embryonale Hornschicht, erstere die embryonale Schleimschicht. Eine von einander geschiedene Schleim- und Hornschicht zeigte schon der 4 tägige Embryo (Fig. 39). Diese Hornschicht wurde in neuester Zeit von KERBERT<sup>1)</sup> Epitrichialschicht genannt, da dieselbe an der Bildung des späteren stratum corneum sich nicht betheiligt. Er zeigt, dass die wirkliche Hornschicht aus der unteren Zellenlage der ursprünglichen Schleimschicht entsteht.

Wenn auch nicht zu bestreiten ist, dass die genannte Epitrichialschicht späterhin einfach abgestossen wird und in die Hornschicht des fertigen Hühnchens nicht übergeht, womit die neue Bezeichnung in der That gerechtfertigt wird, so ist doch dabei zu bedenken, dass die Epitrichialschicht selbst aus derselben Zellenlage sich ableitet, aus welcher auch die bleibende Hornschicht sich entwickelt. Ist doch, wie wir gesehen haben, die ganze Epidermis ursprünglich einschichtig. Die Epitrichialschicht sehen wir aber bereits in Fig. 36 gebildet. Sie ist die äussere der beiden Zellenlagen der Epidermis, ihrer Form nach jedoch in dieser Zeit der inneren vollkommen gleich.

Bald darauf schiebt sich bekanntlich zwischen Epitrichial- und Schleimschicht in der ganzen Ausdehnung der Epidermis eine dritte Lage von Zellen ein.

Verfolgen wir zu einer Zeit, wo schon das Trommelfell als besondere Membran von seiner Umgebung differenzirt ist, dessen lamina ectodermalis und endodermalis in ihrer weiteren Ausbildung, so ergibt sich das Folgende:

Fig. 42 zeigt den Querschnitt des 12 tägigen Hühnchens (Fig. 27) bei 300 facher Vergrösserung. Die Epidermis (äusseres Epithel) besteht aus einer einzigen Schicht nahezu kubischer Zellen (Schleimschicht) und einer einzigen Lage platter Zellen (embryonalen Hornschicht), das innere Epithel dagegen besteht scheinbar aus einer Lage platter Zellen. Bei näherem Zusehen jedoch zeigt es sich, dass die Thäler der einen Schicht belegt werden von einer zweiten Lage abgeplatteter Zellen derselben Beschaffenheit.

Fig. 41 gibt die Umbiegungsstelle des Epithels des äusseren Gehörganges in das äussere Epithel des Trommelfells von demselben Hühnchen ( $\frac{300}{1}$ ). Die Epidermis des Gehörganges besteht hier aus

<sup>1)</sup> KERBERT: Ueber die Haut der Reptilien und anderer Wirbelthiere. Dissertation. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. 13.

einer drei- bis vierschichtigen Zellenlage, von welchen die unterste aus pyramidalen Zellen zusammengesetzt ist.

Bei einem Hühnchen vom fünfzehnten Tage (Fig. 44  $\frac{300}{1}$ ) besitzt die lamina ectodermalis als auch die lamina endodermalis noch dieselbe Beschaffenheit wie vorher, doch kommt die interessante Erscheinung hinzu, dass in der Schleimschicht Anhäufungen dunklen Pigmentes (*p*) von verschiedener Form wahrzunehmen sind, wie dieses auch zu selbiger Zeit in der Epidermis anderer Körpertheile vorkommt. Es unterliegt keinem Zweifel, dass diese Pigmentanhäufungen durch Wanderzellen bewirkt sind.

Fig 45 u. 46 endlich zeigen Querschnitte zweier verschiedener Stellen vom Trommelfell eines erwachsenen Huhnes ( $\frac{300}{1}$ ). Die Hornschicht (*h*) hat eine beträchtliche Dicke und besteht aus Reihen dicht verbundener Schuppenlagen, unter welcher unmittelbar die einzellige Schleimschicht erscheint. Die endodermale Lage lässt nur eine einzige Schicht abgeplatteter Zellen erkennen.

Das primitive Trommelfell besteht jedoch nicht allein aus einer lamina ecto- und endodermalis, sondern zu dieser kommt gleich in der Anlage die wichtige mesodermale Schicht hinzu.

Sie besteht anfänglich aus rundlich polygonalen Zellen (Figur 39 *md*). Späterhin werden die Zellen sowohl abgeplattet, als sich auch ihre Grenzen verwischen, indem ihre länglich gewordenen Kerne mit einer fasrigen Zellsubstanz sich umgeben (Fig. 42, 44 *m*). Die nächste Umgebung des Kernes zeigt das Protoplasma häufig von der Faserung noch frei. Beim erwachsenen Huhn tritt die Faserung der mittleren Schicht (*membrana propria*) zurück, während die Kerne der Zellen starke Abplattung zeigen.

Von besonderer Bedeutung erscheint der auffallende Wandel der Dicke des Trommelfells im Verlauf der Entwicklung. Es geht aus der bisherigen Schilderung hervor, dass dieser Unterschied wesentlich auf Rechnung des Mesoderm zu setzen ist. Das bei seiner ersten Anlage verhältnissmässig dünne Trommelfell nimmt in Folge mesodermaler Wucherung bis zu einer gewissen Grenze an Dicke zu, um dann einer rückgängigen Metamorphose anheimzufallen, bis es schliesslich beim erwachsenen Hühnchen an seiner dünnsten Stelle dünner ist, als es selbst bei seiner ersten Anlage war. Diese Unterschiede können aus dem Vergleich der betreffenden Figuren 23, 25, 27 sowie 42, 44, 45 und 46 erkannt werden. Bei einem

6 tägigen Hühnchen (Fig. 23) misst die Dicke des Trommelfells 0,11 Mm., bei einem 9 tägigen (Fig. 25) 0,14 Mm., beim 12 tägigen Hühnchen (Fig. 42) 0,072 Mm., beim erwachsenen Huhn dagegen 0,012 Mm.

### E. Individuelle und Stammesentwicklung.

Für den Zweck einer Vergleichung der gewonnenen Ergebnisse mit den Verhältnissen des äusseren und mittleren Ohres der verschiedenen Wirbelthierklassen ist es am Platze, die in das Gewicht fallenden Hauptpunkte der individuellen Entwicklung aus ihrer Zerstreuung zu sammeln und in ein einheitliches Bild zusammen zu stellen.

Die Substanzanlage des Trommelfells ist nach dem Vorausgehenden zu betrachten als ein an die erste Kiemenspalte grenzender Abschnitt des ersten Kiemenbogens. Dieser Abschnitt erstreckt sich der Tiefe nach durch die ganze Wandstärke des Kiemenbogens und schliesst demnach die Elemente des äusseren, mittleren und inneren Keimblattes von vornherein in sich. Die Dicke dieses Theiles steht aus dem Grunde schon ursprünglich hinter den angrenzenden Strecken des ersten Kiemenbogens zurück, weil ihm jederseits von innen her bei der ersten Gliederung des embryonalen Körpers eine seitwärts weithin erstreckende Bucht der Vorderdarmhöhle entgegenkommt. der *suleus tubo-tympanicus*.

Die Flächenausdehnung der genannten Substanzanlage ist anfänglich unbestimmt und ihr Gebiet an der Aussenfläche des Körpers durch keinerlei Besonderheit ausgezeichnet. Erst nach dem vierten Tage tritt hier eine deutliche Differenzirung ein.

Denn nach dem Verschlusse der grösseren Länge der ersten Kiemenspalte und im Verlaufe des Wachsthum's der beiden ersten Kiemenbögen kommt es zu Knickungen der letzteren und der ersten Kiemenfurchen, zugleich aber auch zu äusseren Hügelbildungen, von denen zwei auf jeden der ersten Bögen kommen. Die Hügel bilden den Gehörgang, überhaupt das äussere Ohr, welches daher der Betheiligung beider Kiemenbögen seinen Ursprung verdankt. Das von den Hügeln umschlossene Gebiet beider Bögen, die *pars auricularis* derselben, ist anfänglich ausserordentlich gross und nimmt etwa die Hälfte der Seitenfläche der Bögen ein. Späterhin wächst der Kiefertheil rasch und ansehnlich und überwiegt bald an Umfang. Aus der anfänglichen Grösse der *pars auricularis* erklärt sich bei der



innigen Beziehung der Nerven zu den epithelialen Oberflächen, der grosse Nervenreichthum des äusseren Ohres und des Trommelfells. Bei den Vögeln bleibt die Entwicklung jener Hügel hinter der bei den Säugethieren zurück, so dass es zwar zur Anlage eines Gehörganges, aber nicht zur Ausbildung einer Ohrmuschel kommt.

Das Trommelfell erhält seine spätere tiefe Lage nicht durch fortlaufende Einsenkung der Oberfläche in die Dicke der Gesichtswand, sondern umgekehrt erhebt und verdickt sich die umgebende Gesichtswand, so dass hierdurch allmählig eine zwischen den Hügeln gelegene Tasche entsteht, deren Grund vom Trommelfell eingenommen wird. Das Trommelfell erhält seine beim Erwachsenen vorhandene Neigung nicht erst späterhin, sondern übernimmt als Theil der Gesichtswand deren nach vorn convergirende Richtung. Die Wandstärke des Trommelfells nimmt während einer gewissen Zeit nicht unbeträchtlich, wenn auch nicht in dem Maasse wie die Gesichtswand zu, um später eine allmählig weitgehende Verdünnung zu erfahren, die sogar über den ursprünglichen Grad seiner Dünne hinausgeht. Mit dieser Verdünnung ist indessen eine solche Verdichtung der Substanz verbunden, dass sie das Trommelfell zu seiner späteren Aufgabe als schwingende Membran in hohem Grade befähigt.

Die Bildung der Paukenhöhle als des erweiterten Endstückes des sulcus tubo-tympanicus ist ein secundärer Vorgang. Sie vollzieht sich in Folge eines allmählig voranschreitenden Resorptionsprocesses. im Bereiche der lockeren Binde-substanz in der Umgebung des lateralen Endes des sulcus. Nach der Labyrinthseite zu kann die Erweiterung des bezüglichen Canalabschnittes nicht beträchtlich sein, weil das Labyrinth selbst sich ihr entgegenstellt, und sehen wir in der That noch beim Erwachsenen die Labyrinthwand in der Flucht der Tubenrichtung. Um so ungehinderter kann sie nach der entgegengesetzten Seite Platz greifen, wo die Hindernisse geringer sind, und ist hierin auch die Veranlassung zur allmählichen Verdünnung des Trommelfells gegeben. Die Ursache des Resorptionsprocesses ist schwer ersichtlich, sie könnte anfänglich zu suchen sein in Druckverhältnissen, welche durch das Wachsthum der epithelialen Wände selbst nach den Seiten ausgeübt wird. Die Dicke des Epithels ist in der That an den betreffenden Stellen anfänglich sehr beträchtlich, doch ist zu bedenken, dass späterhin das Paukenhöhlenepithel als ganz niedriges Plattenepithel erscheint, gleichsam als wäre es selbst einem intratympanalen Druck ausgesetzt gewesen. In Folge des in jedem Fall vorliegenden Resorptionsprocesses gelangt die

knorpelige Columella, die sich natürlicher Weise ausserhalb der Paukenhöhle und zwar in dem nach hinten von dem Trommelfell gelegenen Abschnitt der Gesichtswand entwickelt, allmählig in das Bereich der Paukenhöhle hinein.

Die anfänglich sehr weite Rachenmündung der Tube wird nach unten abgeschlossen durch die Verwachsung der beiden Kiemenbögen. Durch allmählige Erhebung der vorderen und unteren Wand kommt die Verengung des ostium pharyngeum auf einfache Weise zu Stande.

Von Abweichungen in der normalen Entwicklung, wie sie soeben in kurzen Zügen noch einmal vorgeführt wurde, habe ich im Ganzen sehr wenig wahrgenommen und fällt das wenige mehr in das Bereich der Variabilität, als der eigentlichen Missbildungen. So zeigte sich zum Beispiel der Grad der Ausbildung der Hügel bei gleichen Entwicklungsstadien verschieden, auch der Verschluss der Kiemenpalten erfolgte in dem einen oder anderen Falle auf etwas unregelmässige Weise. Dies gilt insbesondere von dem hintersten Abschnitt der ersten Kiemenpalte, der sich früher als gewöhnlich verschliessen oder auch länger offen bleiben konnte.

Der Missbildungen bei den Säugethieren hier speciell zu gedenken, bei welchen allein eine gewisse Zahl gesammelt worden ist, dürfte nicht ganz am Platze sein, sondern es wird dieses Gebiet und eine kritische Beleuchtung der in der Literatur bekannt gewordenen Fälle zweckmässig auf eine spätere Auseinandersetzung der bezüglichlichen Entwicklungsvorgänge bei den Säugethieren verschoben werden. Man ist gegenwärtig auf der einen Seite nur allzu leicht geneigt jede angeborene Fistelöffnung im Umkreise der früheren Kiemengegend als eine Bildungshemmung zu betrachten, auf der andern Seite ist man im Gegentheil durchaus abgeneigt für das Trommelfell solche Bildungshemmung anzunehmen. Es würde leicht sein auf Grund unserer Beobachtungen Stellung zu dieser Frage zu nehmen, indessen soll hier nur hervorgehoben werden, dass im ersteren Falle nur eine sorgfältige Untersuchung des concreten Falles als nothwendige Unterlage des Urtheils gefordert werden muss; was aber die letztere Ansicht betrifft, so scheinen mir diejenigen im Unrecht zu sein, welche das Bereich des Trommelfells dem allgemeinen Gesetze der Hemmungsbildungen entziehen wollen. Lenken wir nun vielmehr unsere Aufmerksamkeit auf die Formverhältnisse des Trom-

melfells und Mittelohres in der Reihe der unterhalb stehenden Wirbelthierklassen.

Bei Selachiern und Ganoiden <sup>1)</sup> bleiben Theile der embryonalen ersten Kiemenspalte von verschiedener Form als Spritzloch beständig offen. Von den Amphibien an tritt die erste Kiemenspalte in engere Beziehung zum Labyrinth. Während einer bestimmten Embryonalperiode überall offen verschliesst sich die Spalte mit zunehmender Entwicklung und treten dabei verschiedene Zustände auf.

Bei den Coecilien und Urodelen verschliesst sich der Raum der Spalten so vollkommen, dass es weder zur Ausbildung einer Paukenhöhle noch Ohrtrompete kommt. Bei Pelobates finden sich nur Andeutungen einer Ausstülpung der Schlundschleimhaut, bei den meisten übrigen Anuren ist diese Ausstülpung beträchtlicher. Sie besitzen eine Paukenhöhle, die nach aussen durch ein Trommelfell abgeschlossen ist. Von den Reptilien fehlt den Schlangen und Amphisbänen die Paukenhöhle, bei Chamaeleo besteht eine Paukenhöhle, fehlt jedoch ein Trommelfell. Beide Theile kommen bei den übrigen Reptilien vor. Was das äussere Ohr (Ohrmuschel und Gehörgang) betrifft, so fehlen den Amphibien, Reptilien, Vögeln diese Theile entweder vollständig, oder es sind mehr oder minder beträchtliche Andeutungen vorhanden. So findet sich bei Krokodilen eine das Trommelfell deckende Hautfalte vor, die bei manchen Vögeln (Eulen) durch eine bewegliche häutige Klappe vertreten ist. Vorsprungsbildungen der das Trommelfell tragenden Schädelknochen können die Lage des Trommelfells vertiefen und auf diese Weise einen kurzen äusseren Gehörgang zusammensetzen.

So sehen wir also auch hier wiederum bei den niederen Wirbelthierklassen Zustände vorliegen, wie dieselben frühen Embryonalstufen der höhern Wirbelthierklassen entsprechen. Die Steigerung der formalen Ausbildung des schallleitenden Apparates erscheint auf's deutlichste zusammenhängend mit einer Steigerung der Leistungen, bei Anpassung an das Lebensmedium des Thieres. Die Veränderungen, deren es bedarf, um aus den primitiven Verhältnissen des Apparates der Selachier die höheren und höchsten Formen herauszubilden sind kleiner, als man anfangs glauben möchte. Eine minimale Veränderung der Wachstumsrichtung, wenn sie frühzeitig Platz greift, erscheint als genügend, um die veränderten Verhältnisse herbeizuführen.

---

<sup>1)</sup> GEGENBAUR: Grundzüge der vergleichenden Anatomie.

Der Beweis für diese Behauptung ist in der vorausgehenden Schilderung enthalten. Einige wenige Handgriffe an Wachsmodeellen genügen, um aus der primitiven Bildung des Apparates der Selachier die complicirtere eines Vogels hervorgehen zu lassen.

Wem aber sollte nicht aufgefallen sein, dass wir in den genannten Ausbildungsstufen die Hauptzüge der Missbildungen der höheren Formen des Apparates wiedererkennen?

Die Gehörknöchelchen sind bei der Vergleichung ausser Betracht gelassen worden. Ungeachtet neuerer Arbeiten über diesen Gegenstand ist deren Entwicklungsgeschichte nicht so vollständig bekannt als es für einen solchen Zweck nothwendig ist.

Leipzig, September 1876.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel VI.

Fig. 1. Hühnerembryo vom Ende des zweiten Bebrütungstages.

Die rechte Seite bei auffallendem Licht mit dem Prisma gezeichnet.

- I. Erster Kiemenbogen mit Oberkiefer- und Unterkieferfortsatz.
- II. Zweiter Kiemenbogen vom ersten durch die erste Kiemenspalte geschieden.
- III. Dritter Kiemenbogen.
- IV. Vierter Kiemenbogen.

Die zweite, dritte und vierte Kiemenspalte ist noch nicht vorhanden, die Stelle des Durchbruchs jedoch je durch eine von oben nach abwärts an Tiefe abnehmende Radiärfurche gekennzeichnet.

- l. Labyrinthbläschen noch nicht vollständig geschlossen. Der noch offene Zugang als querovaler Spalt sichtbar, welcher in diesem Stadium genau der zweiten Kiemenfurche gegenüber liegt.

- f. Leichte rundliche Hervorragung die dem Ganglion Gasseri entspricht.  $\frac{30}{1}$ .

Fig. 2. Hühnerembryo von vier Tagen.

I, II, III, IV wie in Fig. 1.

Die erste Kiemenspalte ist bereits geschlossen mit Ausnahme des hinteren Winkels. Die Kiemenspalte stellt keine völlig gerade Linie dar, sondern hat einen leicht wellenförmigen Verlauf. Der zweite Kiemenbogen, welchem in diesem Stadium der Labyrinthhügel direct gegenüber liegt, beginnt mit seinem Kiemendeckelfortsatz sich über die äussere Fläche des dritten Bogens hinweg zu schieben.

\* Stelle der Trommelfellanlage.  $\frac{10}{1}$ .



Fig. 3. Hühnerembryo vom Anfang des sechsten Tages.

I. und II. Kiemenbogen sind noch deutlich von einander geschieden durch den Rest der ersten Kiemenspalte, die erste Kiemenfurche. Unterhalb des zweiten Kiemenbogens ist der dritte und vierte noch als kleiner Wulst sichtbar. Der Kiemendeckelfortsatz des zweiten Kiemenbogens tritt stark nach abwärts hervor. Der hintere Winkel der ersten Kiemenspalte scheint bei Oberflächenbetrachtung noch offen zu sein. Die wellenförmige Biegung der ersten Kiemenfurche hat sich in eine zickzackförmige umgewandelt. Zugleich zeigt sie sich nach oben und unten begrenzt je durch ein Hügelpaar, welche den beiden ersten Kiemenbögen angehören.  $\frac{10}{1}$ .

Fig. 4. Hühnerembryo vom siebenten Tage.

I. und II. Kiemenbogen noch deutlich als solche erkennbar, desgleichen die erste Kiemenfurche. Der von den Hügeln umfasste Abschnitt der Furche zerfällt in drei Theile, einen hinteren, mittleren und vorderen. Im Bereiche des mittleren zeigt sich eine grubenförmige Vertiefung, die erste Anlage des äusseren Gehörganges.

II'. Kiemendeckelfortsatz.  $\frac{10}{1}$ .

Fig. 5. Hühnerembryo vom achten Tage.

Die vorderen Hügel des ersten und zweiten Bogens treten stärker hervor, wodurch die hinter ihnen gelegene Grube tiefer erscheint. Die beiden hinteren Hügel sind flacher geworden.

\* Eine feine Furche, die der ersten Kiemenspalte entspricht.  $\frac{10}{1}$ .

Fig. 6. Hühnerembryo vom neunten Tage.

Die beiden vorderen Hügel haben sich weiter entwickelt, die frühere Grenzfurche ist verschwunden. Von den hinteren Hügeln ist nur mehr der obere (I') als solcher erkennbar.

t. Stelle, die sich durch ihre besondere Färbung von der Umgebung abhebt und dem Trommelfell entspricht. Der Pfeil deutet die Schnittrichtung, in welcher der Embryo zerlegt wurde. Vergl.

Fig. 23.  $\frac{10}{1}$ .

Fig. 7. Hühnerembryo vom zwölften Tage.

Der äussere Gehörgang und sein Grund (t) sind von der Umgebung deutlich geschieden. Der Antheil, welchen die beiden ersten Kiemenbögen an der Begrenzung des Gehörganges nehmen, ist aus der Bezeichnung sichtbar.

t. Trommelfell.

Der Pfeil bezeichnet die Schnittrichtung für Fig. 25.  $\frac{10}{1}$ .

e. Embryonalnunen.

## Tafel VII.

Fig. 8. Hühnerembryo vom vierten Tage durch einen Medianschnitt halbtirt und die Schnittfläche der linken Hälfte bei auffallendem Licht und 20facher Vergrösserung gezeichnet.

I, II, III, IV. Die Kiemenbögen. Zwischen ihnen die 4 Spalten als

tiefe Schatten sichtbar. Die Innenfläche des ersten Bogens zeigt zwei an der ersten Spalte beginnende senkrecht nach aufwärts verlaufende Furchen und im Zusammenhang damit zwei Hügel, auf welche in der Figur durch die Linie I hingewiesen wird, den *colliculus lingualis* vorn, den *colliculus palato-pharyngeus* hinten. Die vordere Furche ist der *sulcus lingualis*, die hintere *sulcus tubo-tympanicus*.

*e.* Schnittfläche der Kiemenbögen.

*f.* Vorderster umgebogener Theil der *Chorda dorsalis*, welcher nahe an die Spitze der RATHKE'schen Tasche (9) herangeht, ohne sie zu berühren.  $\frac{20}{1}$ .

*pph.* *processus pharyngeus* als Rest der durchrissenen Rachenhaut.

Fig. 9. Taubenembryo, seiner Ausbildung nach einem Hühnchen von zehn Tagen entsprechend, behandelt wie der Embryo Fig. 8, um die weitere Entwicklung der *colliculi palato-pharyng.* (*cpp*) zu zeigen.

*cs.* *Crus superius*.

*ci.* *Crus inferius*.

*o.* Oberkiefer.

*u.* Schnittfläche des Unterkiefers.

*t.* *Ostium pharyng. tubae.*  $\frac{10}{1}$ .

Fig. 10. Embryo von Fig. 3.

Derselbe wurde durch einen Medianschnitt getheilt, die äussere und innere Fläche der rechten Seite mit dem Prisma gezeichnet und beide Flächenbilder aufeinander gepasst. Die Contouren des äusseren Flächenbildes sind roth gehalten, die Vorderdarmhöhle ist dunkel schraffirt. Der *sulcus tubo-tympanicus* (*st*) fällt zusammen mit dem primitiven äusseren Gehörgang.

*cas.* *Colliculus anterior superior*.

*cai.* *colliculus anterior inferior*.

*R.* Basis der RATHKE'schen Tasche.

*b.* Mittlerer Hirnbalken.  $\frac{10}{1}$ .

Fig. 11—19. Hühnerembryo von vier Tagen.

Zusammenhängende Reihe von Querschnitten durch die obere Kiemengegend bis zum dritten Kiemenbogen exclusive. Von 14 bis 18 ist bloss Vorderdarmhöhle gezeichnet.

*m.* *medulla oblongata*.

*g.* *Ganglion Gasseri*.

*ch.* *Chorda dorsalis*.

*ab.* *Arteria branchialis*.

*o.* Oberkieferfortsatz.

*u.* Unterkieferfortsatz.

*st.* *sulcus tubo-tympanicus*.

*sl.* *sulcus lingualis*.

*c.* *colliculus palato-pharyngeus*.

*l.* Labyrinthbläschen.

*mr.* Mundrachenhöhle.

Fig. 15 u. 16 streift die erste Kiemenpalte.  $\frac{22}{1}$ .

Fig. 20. Hühnerembryo von vier Tagen.

Frontalschnitt durch die Kiemenbogen.

I, II, III, IV. Kiemenbögen.

*ch.* Chorda.

*ab.* arteria branchialis.

*kt.* Kiementasche.

Die Verbindungsbrücke zwischen III. und IV. Bogen besteht bloss aus Epidermis und Epithel.

*n.* nodulus branchialis.

*ph.* Pharynx.  $\frac{22}{1}$ .

Fig. 21. Hühnerembryo vom siebenten Tage.

Schnitttrichtung und Bezeichnung wie in Fig. 20.

*s.* Stelle, die den Kiemennähten entspricht.  $\frac{22}{1}$ .

### Tafel VIII.

Fig. 22—24. Embryo Fig. 3 (6 Tage).

Querschnitt längs der ersten Kiemenfurche.

*mo.* medulla oblongata.

*g.* Ganglion Gasseri.

*ch.* chorda.

*ab.* arteria branchialis.

*cp.* colliculus posterior.

*ca.* colliculus anterior.

*st.* sulcus tubo-tympanicus.

*sl.* sulcus lingualis.

*cl.* colliculus lingualis.

*cpp.* colliculus palato-pharyngeus.

*m.* meatus auditorius externus.

*mt.* membrana tympani.

*l.* Labyrinth.

*f.* Kiemenfurche.  $\frac{22}{1}$ .

Fig. 25. Querschnitt längs der ersten Kiemenfurche vom Embryo Fig. 6 (neunter Tag). Bezeichnung wie in Fig. 22.

*mu.* Muskel.

*u.* Unterkiefer.

*ct.* cavum tympani.

*sl.* sulcus lingualis.

Fig. 26. Taubenembryo circa zehn Tage alt.

Schnitttrichtung ungefähr wie in Fig. 23, ebenso Bezeichnung.

*l.* Labyrinth.

*a.* Auge.

*o.* Oberkiefer.

*n.* Nasenhöhle.

*ph.* Mund-Rachenhöhle.  $\frac{10}{1}$ .

Fig. 27. Hühnerembryo vom zwölften Tage (Fig. 7).

Schnitttrichtung in Fig. 7 angegeben.

*gg.* Ganglion Gasseri.

*ga.* Ganglion acustic.

- gt.* Ganglion tympanicum.  
*ct.* cavum tympani.  
*c.* knorpelige Columella.  
*cp.* colliculus posterior.  
*ca.* colliculus anterior.  
*m.* meatus auditorius externus.  
*mt.* membrana tympani.  
*mm.* musculus Masseter.  
*l.* Labyrinth.  
*r.* reticulum.  
*cpl.* canalis perilymphaticus.  $\frac{22}{1}$ .

Fig. 28. Rehembryo von circa 2 Ctm. Länge. Schnittrichtung ähnlich der in Fig. 24.

- l.* Labyrinth.  
*st.* sulcus tubo-tympanicus.  
*mt.* membrana tympani.  
*ms.* Mundspalte.  
*n.* Nasenhöhle.  
*ph.* Mund-Rachenhöhle.  $\frac{10}{1}$ .

Fig. 29 u. 30. Hühnerembryo von vier Tagen. Frontalschnitt vom Embryo Fig. 2. Fig. 29 trifft die noch offene Stelle der ersten Kiemenspalte, Fig. 30 die Trommelfellanlage.

- I, II, III. Kiemenbögen.  
*c.* colliculus palato-pharyngeus.  
*ch.* Chorda.  
*o.* Auge.

Die Sterne beziehen sich auf correspondirende Stellen, der Pfeil in Fig. 30 deutet die Richtung des sulcus palato-pharyngeus an.

#### Tafel IX.

Fig. 31. Hühnerembryo vom siebenten Tage (Fig. 4). Frontalschnitt durch den hinteren Theil der I. Kiemenfurche.

- I, II. Kiemenbögen.  
*sb.* sutura branchialis.  
*ct.* cav. tympani.  $\frac{90}{1}$ .

Fig. 32. Embryo wie Fig. 31. Schnitt weiter vorwärts im Bereich des meatus auditorius gelegen. Der Pfeil deutet die Richtung des sulcus an.

- m.* meatus audit.  
*st.* sulc. tympanic.  $\frac{90}{1}$ .

Fig. 33 u. 34. Frontalschnitte durch einen viertägigen Hühnerembryo, vergl. Fig. 20.

- II, III, IV. Kiemenbögen.  
*n.* nodulus branchialis.  
*t.* Kiementasche.  
*ab.* Arteria branchialis.  $\frac{90}{1}$ .

Fig. 35. Hühnerembryo von 30 Stunden. Querschnitt durch das untere Ende der Mundbucht, die noch kaum angedeutet ist.



*en.* Endoderm.

*ec.* Ectoderm.

*m.* Mesoderm.

*ch.* Chorda.

*v.* Vorderdarmhöhle.  $\frac{200}{1}$ .

Fig. 36. Hühnerembryo vom Ende des zweiten Tages. Querschnitt durch die obere Kiemengegend. Bezeichnung wie in Fig. 35.  $\frac{200}{1}$ .

Fig. 37 u. 38. Hühnerembryo vom neunten Tage.

Dorsales und ventrales Epithel der Tuba (*t*) und des Cavum tympani (*ct*).  $\frac{300}{1}$ .

Fig. 39. Hühnerembryo vom neunten Tage. Grund des Gehörganges.

*md.* Mesoderm.  $\frac{300}{1}$ .

Fig. 40. Von der Rückenhaut desselben Thieres.  $\frac{300}{1}$ .

Fig. 41. Hühnerembryo vom zwölften Tage. Uebergangsstelle des äusseren Gehörganges auf das Trommelfell.

*mt.* äusseres Epithel des Trommelfells.

*m.* Epithel des meatus auditorius.  $\frac{300}{1}$ .

Fig. 42. Schnitt durch das Trommelfell eines zwölf Tage alten Hühnerembryo.

*ec.* ectodermale,

*en.* endodermale,

*m.* mesodermale Schicht des Trommelfells.

*h.* Horn- oder Epitrichialschicht.

*s.* Schleimschicht.  $\frac{300}{1}$ .

Fig. 43. Querschnitt durch die Rückenhaut desselben Embryo.  $\frac{300}{1}$ .

Fig. 44. Querschnitt durch das Trommelfell eines 14tägigen Hühnerembryo.

*ec.* Ectoderm.

*en.* Endoderm.

*m.* Mesoderm.

*p.* Pigmentanhäufungen.  $\frac{300}{1}$ .

Fig. 45 u. 46. Querschnitte durch das Trommelfell des erwachsenen Huhnes von einer dickeren und dünneren Stelle.

*ec.* Ectoderm.

*en.* Endoderm.

*m.* Mesoderm.

*h.* Hornschicht.

*s.* Schleimschicht.

*g.* Gefäss.

*b.* Blutkörperchen.  $\frac{300}{1}$ .

Nachträgliche Bemerkungen zu meinem Aufsätze:

## „Die ältesten Formen des Carpus und Tarsus der heutigen Amphibien.“

(Morphol. Jahrb. II. 3.)

Von

**Dr. Wiedersheim,**

Privatdocent und Prosector in Freiburg i. Br.

---

Mit 5 Holzschnitten.

Kurz nach dem Erscheinen der obgenannten Abhandlung ging mir von Herrn Dr. G. BORN eine Notiz zu, wofür ich ihm aus doppelten Gründen zu grossem Danke verpflichtet bin. Erstens bin ich dadurch in den Stand gesetzt, ein Versäumniss gut zu machen und zweitens kann ich dem Capitel über das Extremitäten-Skelet einige, wie ich glaube, nicht uninteressante Bemerkungen hinzufügen.

B. theilte mir seinen auf der Naturf.-Versammlung zu Graz (1875) gehaltenen Vortrag: »Ueber das doppelte Centrale am Tarsus der Urodelen« mit und war so freundlich, auch die betreffenden Skizzen beizufügen. Ich hatte hiervon bei Abfassung meiner Arbeit keine Kenntniss und erfuhr erst jetzt von der Existenz eines zweiten Centrale im Tarsus von Menopoma. Auch B. war, seinen eigenen Mittheilungen nach, nicht der erste Entdecker desselben, sondern wurde »gleich, nachdem er gesprochen, von Professor CLAUS aus Wien darauf aufmerksam gemacht, dass ein doppeltes Centrale für Menopoma, wie er sich bestimmt erinnere, schon beschrieben sei«. Die richtige Angabe findet sich nun, wie ich durch B. erfahre, in HYRTL's bekannter Monographie über den *Cryptobranchus japonicus*, wo es im Text vom Tarsus von Meno-

poma also heisst: »Ceterum pedis partium numerus et configuratio a Cryptobrancho non discordant«: jeden Zweifel benimmt die zugehörige Abbildung, auf der zwei Centralia ganz deutlich unterschieden sind.

Ich war durch diese Thatsache sehr überrascht, da ich unabhängig von HYRTL's und BORN's Notiz schon früher Untersuchungen über das Hand- und Fusswurzelgelenk von Menopoma angestellt und dabei ganz andere Erfahrungen gemacht hatte. Ich fand den Tarsus viel mehr in die Breite entwickelt und nicht so schmal und lang gestreckt, wie ihn B. auf seiner Skizze darstellt. Ferner waren nicht Carpale 4 und 5, sondern 3 und 4 verwachsen und endlich hatte ich keine Spur eines zweiten Centrale aufzufinden vermocht. Meine Untersuchungen bezogen sich damals nur auf den Tarsus der rechten Seite.

Wie mir nun die Resultate von BORN's Studien bekannt wurden, ging ich noch einmal an die Arbeit, in der Ueberzeugung, ich müsse mich früher getäuscht haben. Aber siehe da, der Tarsus der rechten Seite zeigte auch bei dem neu untersuchten Exemplar nur ein einziges, grosses Centrale, während ich linkerseits ein zweites, wenn auch minimales, Centrale nachzuweisen im Stande war.

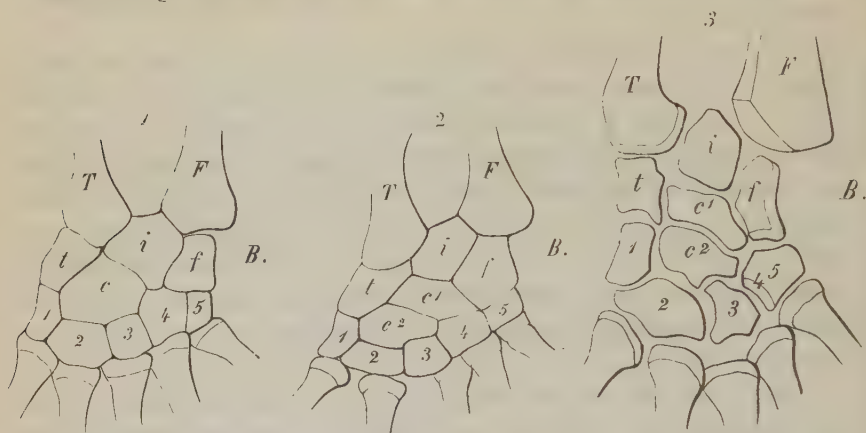
Es lag somit hier derselbe Befund vor, wie er sich BORN bei *Cryptobranchus japonicus* ergeben hatte, indem auch dieses Thier nur auf der einen Seite (rechts) zwei Centralia besitzt, somit, wie B. ganz richtig bemerkt, in einem einzigen Individuum »den Vorgang illustriert, der in der Phylogenese des ganzen Stammes vorgegangen ist, die Verschmelzung zweier Centralia zu einem«.

Ich lasse hier meine Skizzen sowie diejenigen von BORN, welche mir in zuvorkommendster Weise zur Verfügung gestellt worden sind, zum Theil in verkleinertem Maassstabe, folgen. Jenen von BORN habe ich ein *B* beigelegt. (Figuren umstehend.)

Während sich also in dem BORN'schen Exemplar von Menopoma beiderseits zwei stattlich entwickelte Centralia finden, stellte sich in dem von mir untersuchten Tarsus das eine davon nur in sehr rudimentärer Weise dar und war nur auf einer Seite vorhanden, so dass man die Möglichkeit kaum ausschliessen darf, dass unter diesen Urodelen Individuen vorkommen können, welche rechter- wie linkerseits nur ein einziges Centrale besitzen.

Was endlich die Conerescenz der verschiedenen Carpalia betrifft, so lege ich hierauf kein grosses Gewicht, indem ich schon durch

frühere Studien *Salamandrina perspicillata* und *Geotriton fuscus*. Würzburg 1875) darauf geführt worden bin, dass hierin nicht jene Gesetzmässigkeit waltet, wie man sie früher annehmen zu müssen

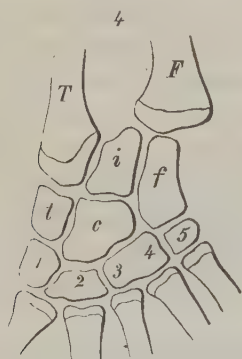


Cryptobranchus jap.

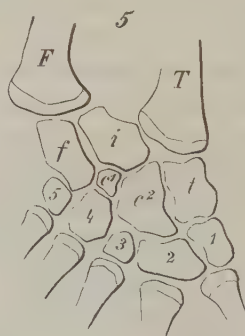
Linker Tarsus von der Dorsal-Seite.

Menopoma

Rechter Tarsus von der Volar-Seite.



Rechter Tarsus von der Volar-Seite.



Linker Tarsus von der Dorsal-Seite.

glaubte. So finden sich nicht nur Schwankungen bei verschiedenen Exemplaren einer und derselben Art, sondern sogar Verschiedenheiten zwischen Rechts und Links an einem einzigen Individuum.

Freiburg, im October 1876.



# Beiträge zur Kenntniss des Nervensystems der Amphineuren und Arthrocochliden.

Von

**Dr. Hermann von Ihering,**

Privatdocent der Zoologie und vergleichenden Anatomie in Erlangen.

---

Mit Tafel X.

Die vorliegende Abhandlung schliesst sich eng an die in meinem Werke<sup>1)</sup> über das Nervensystem der Mollusken gegebene Darstellung an, und es muss daher diese, im Allgemeinen wenigstens, als bekannt vorausgesetzt werden. Die Vergleichung des Nervensystems der Arthrocochliden mit demjenigen der Amphineuren, die Ermittlung der Homologieen der einzelnen Centren und Nerven bei denselben ist vielleicht eine der schwierigsten Aufgaben, welche die vergleichende Anatomie der Evertebraten aufzuweisen hat. Auch jetzt, wo durch die im Folgenden mitgetheilten Untersuchungen eine breitere Basis für die Vergleichen gewonnen ist, bleiben noch viele wichtige Fragen unbeantwortet, für die erst durch weitere Untersuchungen die Aussicht auf Erledigung gewonnen werden kann.

Es waren vor allen die Fissurelliden, deren Nervensystem für das Verständniss der bei den übrigen Arthrocochliden vorliegenden Verhältnisse die wichtigsten Anhaltspuncte abgab. Dennoch blieb in Folge unzureichenden Materials gerade bei ihnen noch vieles unklar, und es musste mir daher ganz besonders daran gelegen sein, hier weitere Beobachtungen anzustellen. Die Gelegenheit dazu bot sich mir im Herbste dieses Jahres in der K. K. zoologischen Station

---

<sup>1)</sup> H. v. IHERING Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig, W. ENGELMANN 1876.

in Triest. Ich konnte daselbst meine Untersuchungen über Chiton controliren und ergänzen, sowie Vertreter der Gattungen Haliotis, Fissurella, Emarginula, Turbo, Turritella, Vermetus, Scalaria, Valvata, Conus und Columbella untersuchen, deren Nervensystem ich im Folgenden besprechen werde. Erst nach Mittheilung der Beobachtungen werde ich mich zur Erörterung der allgemeineren durch dieselben gewonnenen Resultate wenden.

Durch die Untersuchung des Nervensystems von Chiton cinereus<sup>1)</sup> war mir es gelungen, genauere Angaben über das Nervensystem der Chitoniden zu machen als das bis dahin anderen Forschern möglich gewesen. Dennoch blieben manche Lücken, da die betreffende Art sehr klein und die Präparation daher mit grossen Schwierigkeiten verbunden ist. Es war daher eine Nachuntersuchung an geeigneterem Materiale sehr wünschenswerth. Die Gelegenheit dazu bot sich in dem Chiton squamosus Poli der in Triest leicht zu haben ist. Ich bin dadurch jetzt in der Lage die früheren Angaben wesentlich zu vervollständigen. Im Allgemeinen passt auch für diese Species die früher vom Nervensysteme des Chiton cinereus gegebene Darstellung. Eine sehr wichtige Ergänzung erleidet dieselbe aber in dem Nachweise, dass die beiden primären Pallialnerven am hinteren Körperende bogenförmig in einander übergehen. Auch bezüglich der Buccalganglien und der Sublingualganglien sind genauere Beobachtungen gewonnen.

An dem Suprapharyngealstrange ist die Scheidung in den Innen- und Aussenstrang wenig deutlich, so dass dieselbe wohl von untergeordneter Bedeutung sein mag. Zur Seite der Mundmasse bildet der Suprapharyngealstrang jederseits ein echtes Cerebralganglion. Von diesem entspringen nach aussen hin der primäre Pallialnerv, nach innen die Wurzel des primären Pedalnerven und die Subpharyngealcommissur. Der primäre Pallialnerv liegt seitlich unmittelbar nach innen von der Reihe der Kiemenblättchen, deren jedes einen Nerven aus ihm erhält. Hinten geht er wie schon bemerkt bogenförmig in denjenigen der anderen Körperseite über. Dabei liegen die primären Pallialnerven überall beträchtlich über den primären Pedalnerven, und sie hängen auch hinten nicht mit ihnen zusammen. Der Genitalnerv wurde nicht gesehen. Die primären Pedalnerven

<sup>1)</sup> l. c. pag. 43 ff. Taf. VI Fig. 26.

sind unter einander durch eine grosse Anzahl von Quercommissuren strickleiterförmig verbunden. Die Zahl derselben konnte nicht genau ermittelt werden, da die Präparation eine so schwierige ist, doch wird sich dieselbe ungefähr auf 20—30 belaufen. Sie ist also, wie auch schon für *Chiton cinereus* hervorgehoben wurde, erheblich grösser als die Anzahl der (8) dorsalen Kalkplatten. Es geht daraus mit Sicherheit hervor, dass die äussere Segmentirung nicht auf die innere bezogen werden kann und dass daher diejenigen ganz im Irrthum waren, welche *Chiton*, — die »Käferschnecke« —, seiner vielgliederigen Schale wegen zu den Gliederwürmern stellten. Nach hinten hin treten die beiden primären Pedalnerven näher an einander, wodurch die Länge der Quercommissuren abnimmt.

Ausser dem primären Pallialnerven und dem primären Pedalnerven entspringen aus dem Cerebralganglion noch die Subpharyngealcommissur und neben oder an dieser noch zwei andere Commissuren. Die erste derselben ist die sympathische, die andere etwas weiter unterhalb jener entspringende begibt sich zu dem Sublingualganglion. Erstere läuft an der Mundmasse zu dem Buccalganglion, welches seitlich neben dem Oesophagus gelegen ist, da wo derselbe von der Mundmasse abtritt. Die Buccalcommissur ist ziemlich stark. Sie umgreift den Oesophagus an der Unterseite. Nahe am Buccalganglion zeigt sie eine spindelförmige Anschwellung von der mehrere Nerven in die Mundmasse sich begeben. Weiter unten und hinten entspringt jederseits nicht weit von der Mittellinie ein Nerv, welcher auf die Zungenscheide tritt. Ganglien finden sich an der Ursprungsstelle dieser Nerven nicht, so dass also die Radularganglien eine nicht allen Arten von *Chiton* zukommende Bildung repräsentiren. Während die Buccalcommissur an der Unterseite des Oesophagus gelegen ist, existirt ausser ihr noch eine zweite weit feinere Commissur (*a. bu. co.* Fig. 1) zwischen den beiden Buccalganglien, welche an der Oberseite des Oesophagus liegt. Diese dorsale Buccalcommissur hat schon ED. BRANDT<sup>1)</sup> an *Chiton fascicularis* richtig erkannt. Ich selbst konnte mich von ihrer Existenz bei *Chiton cinereus* nicht überzeugen, wogegen es an dem günstigeren *Chiton squamosus* gut gelang. Nerven entspringen von ihr nicht. Nur die untere oder ventrale Buccalcommissur entspricht

<sup>1)</sup> ED. BRANDT. »Ueber das Nervensystem von *Chiton* (*Acanthochites*) *fascicularis*«. Bull. de l'acad. imp. des sc. de St. Pétersbourg. Tom. XIII 1869. pag. 462—466 Taf. I.

der Buccalcommissur der Arthrocochliden. Das wird sichergestellt durch die Lage unter dem Oesophagus und den Abgang der Nerven für die Radulascheide. Die dorsale oder accessorische Buccalcommissur der Chitoniden stellt eine besondere ihnen eigenthümliche Bildung dar, welche wohl auf eine Anastomose zwischen zwei peripherischen Nerven zurückgeht. Von dem Buccalganglion tritt ausser den schon genannten noch ein starker Nervenstamm ab, welcher an den Oesophagus tritt und den Darmtractus innervirt.

Die Sublingualganglien liegen an derselben Stelle wie bei *Chiton cinereus*, nämlich auf der s. g. Zunge. Wie dort sind auch hier beide Ganglien unter einander verbunden durch zwei Commissuren. Dieselben sind aber von ganz ungleicher Stärke, so dass die dickere leicht in die Augen fällt, die andere schwerer zu erkennen ist. Von dem Sublingualganglion gehen Nerven in die Zunge. Die Commissur welche das Sublingualganglion mit dem Centralnervensysteme verbindet, und deren Ursprung bei *Chiton cinereus* nicht mit voller Sicherheit erkannt werden konnte, entspringt, wie ich jetzt bestimmt constatiren konnte, nicht vom primären Pallialnerven, sondern vom Cerebralganglion, resp. von dem Anfangsstücke der Subpharyngealcommissur.

Das Nervensystem von *Chiton fascicularis*, den ich auch untersuchte, stimmt mit demjenigen von *Chiton squamosus* genau überein. Die dorsale Buccalcommissur ist hier weit leichter zu erkennen wie bei jener Species, da sie erheblich dicker und kürzer ist. An der unteren Buccalcommissur existirt in der Mitte ein unpaares kleines Ganglion, von welchem die beiden Nerven für die Radulascheide entspringen. Es sind also hier Radularganglien vorhanden, allein dieselben sind durch Berührung in der Mittellinie in ein einziges zusammengeschmolzen.

Ueber das Nervensystem der Fissurelliden war ich nicht in der Lage völlig hinreichende Angaben zu machen, und es musste daher um so mehr mein Wunsch sein die gebliebenen Lücken bald auszufüllen, als kaum eine andere Familie in so hohem Grade bedeutungsvoll ist für das Verständniss der bei den übrigen Arthrocochliden bestehenden Verhältnisse. Die in Triest an sehr schönem Materiale angestellten Untersuchungen über das Nervensystem der *Fissurella costaria* Defr. haben in sehr erwünschter Weise die Lücken ausgefüllt, und dadurch viel zum besseren Verständnisse der schwierigen hier vorliegenden Fragen beigetragen. Das Nerven-



system der genannten Fissurella (Fig. 2) stimmt in sehr vieler Hinsicht mit demjenigen der von mir (l. c. pag. 74 ff. Taf. VI Fig. 27) genauer untersuchten Fissurella maxima überein, unterscheidet sich aber davon wesentlich in dem Mangel eines besonderen »Visceralganglion«, welches also ebenso wie bei Fissurella barbadensis Gm. und rosea Lam. mit dem primären Palliopedalganglion verschmolzen, resp. zugleich mit letzterem in dem secundären Palliopedalganglion enthalten ist. Indem ich die citirte Beschreibung des Nervensystems von Fiss. maxima als bekannt voraussetze, wende ich mich zur Besprechung der bei Fissurella costaria obwaltenden Verhältnisse.

Die Cerebralammissur ist sehr lang und gibt jederseits einen starken Nerven in die Schnauze ab. Aus dem Cerebralganglion entspringen am vorderen Umfange mehrere Nerven für die Schnauze sowie der Tentakelnerv und der Sehnerv. Am hinteren Umfange des Cerebralganglion entspringt der sehr starke primäre Pharyngealnerv (1 Fig. 2). Das Verhalten desselben ist ganz so wie bei den früher untersuchten Fissurellen, bedarf daher keiner weiteren Besprechung. Am äusseren hinteren Ende des Cerebralganglion entspringen die Schlundammissuren. Von ihnen ist die cerebropedale (*ce. pe. co.* Fig. 2) die stärkere. Letztere entspringt am Cerebralganglion nach innen von der Cerebrovisceralammissur und näher am Ursprunge des primären Pharyngealnerven wie jene. Im Verlaufe zur Seite des Schlundes winden sie sich um einander herum. Unten tritt die Cerebropedalammissur ganz vorn in die vorderste Partie des secundären Palliopedalganglion. Aus dem unteren Ende der Cerebropedalammissur entspringt ein feiner Nerv (2 Fig. 2) wie das ja auch bei anderen Arthrocochliden z. B. bei Janthina vorkommt. Dicht vor dem vorderen Querrande des secundären Palliopedalganglion, in dem die beiderseitigen Cerebropedalammissuren in einander übergehen, liegen die grossen mit zahlreichen Otoconien erfüllten Otocysten. Ebenso wie die cerebropedalen Ammissuren stehen auch die cerebrovisceralen an dem secundären Palliopedalganglion durch eine Querammissur unter einander in Verbindung. Diese Ammissur (3 Fig. 2) ist bei frisch untersuchten Thieren leicht zu sehen, da sie durch ihre weisse Farbe sich scharf abhebt von der unter ihr liegenden Ganglienmasse, welche eine dunkelgelbe Färbung aufweist. Letztere ist durch kleine Pigmentkörnchen bedingt, die in den Ganglienzellen sich befinden. Durch dieselbe weisse Färbung erkennt man auch leicht den primären Pallialnerven, der hier ebenso wie bei Haliotis

an der Aussenseite des primären Pedalnerven gelegen ist. Letzterer ist bedeutend dicker als der primäre Pallialnerv. Da wo die beiden Cerebrovisceralcommissuren unter einander durch die vordere Quercommissur verbunden sind, und wo diese sich seitlich nach hinten in den primären Pallialnerven fortsetzt, entspringt zwischen dem Anfangsstücke des letzteren und dem Ende der Cerebrovisceralcommissur jederseits die Visceralcommissur (*vi. co.* Fig. 2, auf deren Verhalten ich später zu sprechen komme. Neben der rechten Visceralcommissur entspringt noch ein ziemlich feiner nach aussen in die Körperwand tretender Nerv (4 Fig. 2). In ähnlicher Weise entspringt auch linkerseits von der bezeichneten vorderen Commissur ein feiner Nerv (5 Fig. 2). Derselbe wendet sich jedoch nicht direct nach aussen, sondern liegt der Visceralcommissur auf und vertheilt sich erst weiterhin in den Mantel. Seitlich entspringen von dem primären Pallialnerven zahlreiche nach aussen in die Körperwand tretende Nerven. Hinten stehen beide primäre Pallialnerven durch eine hintere Quercommissur unter einander in Verbindung. Die Fortsetzung des Stammes des primären Pallialnerven liegt dem hinteren verjüngten Ende des primären Pedalnerven auf und löst sich in mehrere Nerven auf.

Die beiden mächtigen primären Pedalnerven sind vorn durch eine dicke vordere Quercommissur unter einander verbunden, von der nach vorn jederseits die Cerebropedalecommissur entspringt, und hinten in gleicher Weise durch eine hintere Quercommissur, welche unter der oben erwähnten erheblich dünneren hinteren visceralen Quercommissur gelegen und mit ihr innig verbunden ist. Indem die beiden primären Pedalnerven so vorn wie hinten durch Commissuren in einander übergehen, bleibt zwischen ihnen ein freier Raum von oblonger oder spindelförmiger Gestalt, dessen Breite also in der Mitte am grössten ist und nach vorn wie nach hinten hin abnimmt. Durch diesen freien Raum ziehen nun eine Anzahl von Quercommissuren, welche vom medialen Rande des primären Pedalnerven ausgehen und sich zur entsprechenden Stelle des anderen hinbegeben. Die Zahl dieser Quercommissuren ist schwer zu ermitteln. Es existiren nämlich ausser einer Anzahl von stärkeren auch mehrere sehr feine Commissuren, welche bei der Präparation leicht zerreißen. So lange das Palliopedalganglion sich noch in seiner natürlichen Lage befindet, lassen sich diese Verhältnisse schwer erkennen und bei der Herausnahme zerreißen die feineren durch abgehende Nerven fixirten Commissuren leicht. Doch glaube ich

durch oft wiederholte Untersuchung mich davon überzeugt zu haben, dass die Zahl derselben neun beträgt. Die Dicke derselben unterliegt, wie schon bemerkt, erheblichen Schwankungen. Von mehreren derselben entspringt in der Mitte ein unpaarer Nerv, bei anderen kommen zwei Nerven aus der Quercommissur, bei anderen endlich treten keine Nerven von ihr ab, indem diese ganz nach dem Rande hin am primären Pedalnerven entspringen.

Die primären Pedalnerven geben in die Fusssohle sowohl nach unten wie nach der Seite hin zahlreiche Nerven ab. In der Zahl derselben sowie in dem Verhalten derjenigen Nerven, welche vom primären Pallialnerven abtreten, lassen sich keine bestimmten Beziehungen zu den Quercommissuren nachweisen. Hinter der hinteren pedalen Quercommissur nähern sich die beiden primären Pedalnerven immer mehr der Mittellinie um schliesslich sich zu berühren. Sehr bemerkenswerth ist der Umstand, dass sie dabei unter einander noch durch zwei weitere kurze Quercommissuren (6 und 7 Fig. 2, verbunden sind.

Das Verhalten der Visceralcommissuren ist folgendes. Die linke (*vi.co.s.* Fig. 2) wendet sich im Bogen nach der rechten Seite hinüber, um an der rechten Körperwand angelangt an dieser in die Höhe zu steigen. Dabei liegt die Commissur unter dem Darne, resp. unter dem mächtigen Kropfe oder Vormagen, in welchen der Darm unmittelbar hinter der Mundmasse anschwillt. Weiter oben schwillt die linke Visceralcommissur in ein kleines spindelförmiges Ganglion (*Sß.* Fig. 2) an, aus dem ein Nerv (8 Fig. 2) für den Mantel der rechten Seite entspringt, und welches also das Subintestinalganglion ist. Gegenüber dem eben erwähnten rechten Chiasmopallialnerven (8 Fig. 2) entspringen drei andere sehr feine Nerven von dem Subintestinalganglion. Von letzterem wendet sich die Visceralcommissur zu dem Abdominalganglion (*Ab.* Fig. 2), welches über dem Darne in der Gegend des Nackens, also unter dem Boden der Kiemenhöhle dicht an der Haut anliegt. Die rechte Visceralcommissur wendet sich erst nach rechts und läuft dann an der Körperwand nach oben und gegen die linke Seite hinüber, wobei sie nach vorn von der linken Visceralcommissur gelegen ist. Oben an der Decke der Leibeshöhle in der Nackengegend bildet sie das Supraintestinalganglion (*Spr.* Fig. 2) und dann tritt sie in's Abdominalganglion. Aus letzterem entspringt ein einziger starker Nerv (10 Fig. 2) vermuthlich der Genitalnerv, über dessen weiteres Verhalten jedoch nichts Näheres ermittelt werden konnte..

Das Nervensystem von *Fissurella* (*sp.*)<sup>1)</sup> stimmt mit demjenigen der eben behandelten Art im Allgemeinen völlig überein, unterscheidet sich aber wesentlich darin, dass die Zahl der freien Quercommissuren zwischen den beiden primären Pedalnerven eine weit geringere ist, indem sich nämlich deren nur vier vorfinden, die alle gleich dick sind.

Das Nervensystem von *Emarginula* *Huzardi* Payr. (Fig. 3) ist demjenigen von *Fissurella costaria* so ähnlich, dass es genügt die Differenzen hervorzuheben. Die Cerebralganglien und das sympathische Nervensystem bieten keine Abweichungen dar. Dicht oberhalb des Ursprunges der linken Visceralcommissur entspringt ein feiner vorderer Mantelnerv (9 Fig. 3), und in ganz ähnlicher Weise findet sich auch rechts ein Nerv (10 Fig. 3), der jedoch nach unten von der rechten Visceralcommissur entspringt. Die primären Pedalnerven sind unter einander verbunden durch fünf starke Quercommissuren. Von denselben entspringen, wenn ich darin auf meine Präparation mich verlassen darf, keine Nerven, mit Ausnahme nur der dritten (3 Fig. 3), von welcher nach rechts von der Mittellinie ein feiner in die Fusssohle tretender Nerv entspringt. Hinter der fünften Quercommissur sind die beiden seitlichen Hälften des Palliopedalganglion unter einander verbunden durch eine sehr dicke etwas schräg von rechts nach links und hinten laufende Commissur (6 Fig. 3). Hinter ihr läuft die Verlängerung jeder Hälfte des Palliopedalganglion in einen starken Nervenstamm verjüngt nach hinten weiter, biegt dann bogenförmig nach aussen und löst sich in mehrere Aeste auf. Vorher sind beide Stämme untereinander noch durch zwei Quercommissuren (7 und 8 Fig. 3) verknüpft. Die vom Palliopedalganglion und den Verlängerungen entspringenden zahlreichen Nerven lassen keine deutlichen Beziehungen zu den Quercommissuren erkennen, weder nach der Ursprungsstelle, noch auch nach Zahl und Stärke.

Das Nervensystem der Trochiden stimmt sehr mit demjenigen der Zeugobranchien überein. Nur ist die bei *Fissurella* eingeleitete Verschmelzung der Seitenhälften der secundären Palliopedalganglienmasse eine complete. Genauer untersucht wurde *Turbo marmoratus* L. Die Cerebralcommissur ist lang und gibt jederseits nahe am Cerebralganglion einen Nerven ab. Der primäre Pharyngealnerv und die Buccalganglien verhalten sich wie bei *Fissurella*. Be-

<sup>1)</sup> Vielleicht *F. graeca* oder eine nahestehende Art.



sondere Commissuralganglien existiren nicht, sie sind noch nebst den Pedalganglien in der secundären Palliopedalganglienmasse enthalten. Diese stellt eine grosse einfache Ganglienmasse dar, welche sich nach hinten in zwei grosse starke Pedalnerven fortsetzt und seitlich die Visceralcommissuren abgibt, sowie (nur?) rechts einen ziemlich starken secundären Pallialnerven.

Bei dieser Art, sowie bei *Trochus zizyphinus* L. verhalten sich die Kiemen nicht so wie es früher (l. c. pag. 70) von mir angegeben wurde, indem nämlich nur eine zweifiederige links gelegene Kieme existirt, welche an der Spitze frei ist. Die früher gemachten Mittheilungen bezogen sich auf *Turbo* (*Livona*) *pica*. Es geht daraus hervor, dass sich bezüglich der Kiemen innerhalb der Trochiden erhebliche Differenzen vorfinden.

Das Nervensystem von *Vermetus gigas* Bid. (Fig. 4) stimmt nach meinen Untersuchungen so sehr mit demjenigen der von LACAZE-DUTHIERS<sup>1)</sup> untersuchten Arten (*V. triqueter* Bid. und *semisurrectus* Bid.) überein, dass ich die folgenden Bemerkungen wohl auch an die Besprechung der Angaben des genannten Beobachters hätte einfach anschliessen können. Da jedoch die Deutung der einzelnen Nerven und Commissuren eine genaue Beschreibung des Verlaufes derselben voraussetzt, so entschloss ich mich zur Mittheilung meiner Beobachtungen um so lieber, als auch die Erörterung des Nervensystems von *Turritella* eine genaue Kenntniss der bei *Vermetus* bestehenden Verhältnisse erheischt.

Die Cerebralganglien sind durch eine ziemlich lange Cerebralcommissur untereinander verbunden. Am vorderen Umfange des Cerebralganglion entspringen die Nerven. Ich verweise bezüglich derselben und ebenso hinsichtlich des Verhaltens der hinteren Partie der Visceralcommissur ganz auf die treffliche Darstellung bei LACAZE-DUTHIERS. Hier kommt mir es nur darauf an diejenigen Theile des Centralnervensystems zu besprechen, welche ein von den meisten andern Chistoneuren abweichendes und schwer zu verstehendes Verhalten aufweisen. Am äusseren seitlichen Rande des Cerebralganglion entspringt die Cerebropedacommissur und hinter ihr die erheblich dickere Cerebrovisceralcommissur. Diese Com-

<sup>1)</sup> H. DE LACAZE-DUTHIERS. Memoire sur l'anatomie et l'embryogenie des Vermets. Ann. d. scienc. nat. 4. Sér. Tom. 13. 1860. pag. 209 — 296. Pl. 4—9.

missuren verhalten sich an beiden Seiten nicht gleich. Sie sind links erheblich länger wie rechts, wo namentlich die Cerebrovisceralcommissur ausserordentlich kurz ist, so dass die betreffenden beiden Ganglien dicht an einander liegen. Die Ursache dieser Asymmetrie bildet offenbar die ungleiche Vertheilung der Commissuren, namentlich der Verlauf der rechten über den Darmtractus nach links hin. Daher ist denn auch die Visceropedalcommissur rechts länger wie links. Beide Pedalganglien sind unter einander verknüpft durch eine ziemlich lange Pedalcommissur. Aus jedem Pedalganglion tritt ein einziger sehr starker Nervenstamm in die Fusssohle. Die Commissuralganglien verhalten sich auch nach ihrer Gestalt und hinsichtlich der von ihnen entspringenden Nerven an beiden Seiten verschieden. Das rechte Commissuralganglion (*Co.* Fig. 4) hat eine ovale oder spindelförmige Gestalt; es verlängert sich an dem einen, dem Ursprunge der Visceropedalcommissur entgegengesetzten Pole in die nach links hinlaufende Visceralcommissur. Letztere läuft schräg nach links und hinten über den Darm hin und bildet an der linken Seite das Supraintestinalganglion (*Spr.* Fig. 4), aus welchem zwei etwas stärkere und ein feinerer Nerv nach aussen in die Seitenwandung des Körpers treten, während am hinteren Umfang die Fortsetzung der Visceralcommissur abtritt. Am hinteren Umfange des rechten Commissuralganglion entspringen zwei Nerven. Der stärkere von ihnen (1 Fig. 4) läuft nach hinten und abwärts um sich dann bald zu spalten in zwei starke Nerven, von denen der eine (3 Fig. 4) zum linken Commissuralganglion läuft, aus dem er entspringt, indessen der andere (4 Fig. 4) sich nach aussen wendet um nach langem Verlaufe im Innern der Körperwand sich in den Mantel der rechten Seite zu vertheilen. Neben dem Nerven 1 entspringt ein erheblich feinerer (2 Fig. 4) der gleichfalls nach hinten läuft, sich aber dann nicht in den Mantel begibt, sondern in der Wandung der rechten Körperseite nach hinten zieht. Nach LACAZE-DUTHIERS soll er mit dem rechten Chiasmopallialnerven (7 Fig. 4) anastomosiren. Ich habe mich von der Richtigkeit dieser Angabe nicht überzeugen können, kann sie aber auch nicht für unrichtig erklären, da mir die Präparation des sehr feinen Nerven nicht mit der erforderlichen Genauigkeit gelang. Doch wäre es auch keineswegs unmöglich, dass in dieser Hinsicht bei den verschiedenen Arten Differenzen vorkämen. Viel Werth glaube ich auf diesen Punct nicht legen zu müssen, da es nicht zweifelhaft sein kann, dass die

Intervisceralcommissur von *Turritella* ihr Homologon in der durch den Nerven 3 gebildeten Anastomose besitzt.

Das linke Commissuralganglion ist grösser als das rechte und vorn dicker als hinten, wo es sich in zwei starke Stämme fortsetzt. Von diesen ist der eine, welcher quer auf dem Boden der Leibeshöhle und unter dem Oesophagus nach der rechten Seite hinüberläuft, der schon erwähnte Nerv 3, welcher mit dem Nerven 1 anastomosirt und dadurch einen besonderen accessorischen Schlundring bildet. Neben ihm entspringt die linke Visceralcommissur (*vi. co. s.* Fig. 4), welche zwar auch schräg nach der linken Seite hin auf dem Boden der Leibeshöhle verläuft, aber dabei mehr nach hinten gerichtet ist. Sie bildet an der rechten Seite kein Subintestinalganglion, indem sie da, wo der Chiasmopallialnerv (7 Fig. 4) aus ihr entspringt, nicht gangliös verdickt ist. Etwas oberhalb der Visceralcommissur entspringt aus dem linken Commissuralganglion ein feiner Nerv (5 Fig. 4), welcher in der Körperwand nach hinten läuft und also dem Nerven 2 der rechten Seite entspricht. Oberhalb dieses Nerven entspringt noch ein sehr starker Nerv (6 Fig. 4), welcher sich nach aussen wendet um sich in den Mantel der linken Seite zu verbreiten und der auch zur Kieme Zweige gibt. An seiner Basis entspringt ein sehr feiner Nerv, der wohl nur als ein früh entspringender Zweig des Hauptnerven anzusehen ist.

Wenden wir uns nun zur Deutung der einzelnen Nerven und Commissuren. Die Visceralcommissuren verhalten sich in ihrem Verlaufe ganz wie bei den anderen Chiasmoneuren. Besonders bemerkenswerth ist es, dass die aus den Commissuralganglien entspringenden und in den Mantel sich verbreitenden secundären Pallialnerven so deutlich ausgebildet sind. Links ist ohne Frage der starke Mantelnerv No. 6 der secundäre Pallialnerv, von dem wahrscheinlich der Nerv 4 einen abgelösten Zweig darstellt. Rechts liegt das Verhältniss weniger klar, da auf den ersten Blick es den Anschein hat, als entspringe kein Mantelnerv aus dem rechten Commissuralganglion, indem man geneigt sein könnte den Nerven 1 als den rechten Theil einer Commissur anzusehen, die mit dem Nerven 3 einen accessorischen Schlundring bilde, aus welchem dann der Nerv 4 entspringe. Bei genauer Prüfung überzeugt man sich jedoch, dass der Nerv 4 die Fortsetzung von Nerv 1 ist, während 3 nur einen anastomosirenden Ast darstellt. Hierdurch wird denn das zuerst so schwer verständliche Verhalten erklärt und es gelingt leicht die Verhältnisse bei *Vermetus* mit den bei den anderen Chiasmoneuren bestehenden zu

vergleichen, da es sich lediglich um eine Anastomose im peripherischen Nervensysteme handelt, durch welche ein aus dem linken Commissuralganglion stammender Nerv (3) in Verbindung steht mit dem rechten secundären Pallialnerven (= 1 und 4 in Fig. 4).

Durch das eben besprochene merkwürdige Verhalten des Visceralnervensystems weicht *Vermetus* in bemerkenswerther Weise von den andern Chiastoneuren ab, unter denen sich nur eine Familie findet, bei welcher das gleiche resp. ein ähnliches Verhalten angetroffen wird, nämlich diejenige der Turritelliden. Dasselbe wird weiter unten näher erörtert werden, zuvor mag jedoch die Beschreibung des Nervensystems von *Turritella* eingeschaltet werden.

Das Nervensystem von *Turritella communis* (Fig. 5a und 5b), zu dessen Beschreibung ich mich wende, ist zwar schon früher von mir untersucht worden, jedoch an unzureichendem Materiale, so dass weitere Untersuchungen sehr wünschenswerth sein mussten. Durch dieselben sind nun die früher von mir gegebenen (l. c. pag. 91) kurzen Angaben völlig bestätigt worden, so dass über die Zugehörigkeit der Turritellen zu den Chiastoneuren kein Zweifel mehr obwalten kann. Die Cerebralganglien sind unter einander durch eine kurze sehr breite Commissur verbunden. Nach unten grenzt an das Cerebralganglion unmittelbar das durch eine sehr kurze Commissur mit ihm verbundene Commissuralganglion. Die Pedalganglien sind unter einander durch eine kurze breite Commissur verbunden. Die Visceropedalcommissur ist etwas dicker als die cerebrapedale. Das Verhalten des Visceralnervensystems ist folgendes. Aus dem rechten Commissuralganglion entspringt ein sehr starker Nervenstamm, die rechte Visceralcommissur, welche über den Darm hin nach links läuft zum Supraintestinalganglion. Aus dem linken Commissuralganglion läuft unter dem Darne nach rechts hin ein kurzer sehr dicker Stamm, die linke Visceralcommissur, welche dicht unterhalb des rechten Commissuralganglions in das Subintestinalganglion tritt. Letzteres Ganglion liegt unmittelbar unter dem Commissuralganglion, so dass es nicht sofort gelingt beide von einander zu unterscheiden. Bei genauerer Präparation erkennt man beide deutlich, aber man überzeugt sich auch zugleich davon, dass sie unter einander durch eine deutliche Commissur verbunden sind (i. vi. co. Fig. 5a), deren Länge ungefähr dem Durchmesser des Subintestinalganglion gleichkommt. Ich will diese Commissur als Intervisceralcommissur bezeichnen. Vom Subintestinalganglion



aus wendet sich die Visceralcommissur nach hinten um im Abdominalganglion mit derjenigen der anderen Seite, welche vom Suprainestinalganglion kommt, sich zu vereinigen.

Hinsichtlich der Nerven ist Folgendes zu bemerken. Aus dem Cerebralganglion entspringen an der äusseren Seite der Tentakelnerv und neben ihm der Sehnerv. Aus dem verjüngten Vorderende des Cerebralganglion entspringen mehrere in die Schnauze tretende Nerven. Unter ihnen befindet sich auch die sympathische Commissur, welche zum Buccalganglion tritt. Beide Buccalganglien sind untereinander verbunden durch eine kurze Buccalcommissur. Aus dem linken Commissuralganglion entspringt ein ziemlich starker in die Körperwand und den Mantel sich begebender Nerv (1 Fig. 5a); er ist der linke secundäre Pallialnerv. Der entsprechende Nerv der rechten Seite (2 Fig. 5a) ist bedeutend feiner. Aus dem Suprainestinalganglion entspringen zwei feine, aus dem Subintestinalganglion ein einziger etwas stärkerer Nerv (die Chiasmopallialnerven). Von den beiden aus dem Abdominalganglion entspringenden Nerven ist der stärkere wahrscheinlich der Genitalnerv. Vom hinteren Umfange des Pedalganglion treten mehrere Nerven in den Fuss. Am vorderen Umfange des Pedalganglion liegt die Otocyste, welche einen einzigen kugelförmigen Otolithen von 0,15 Mm. Grösse enthält. Der Hörnerv entspringt aus dem Cerebralganglion, zu dem er mit der Cerebropedalcommissur läuft.

Turritella zeigt somit hinsichtlich des Nervensystems ganz die für die Chiasmoneuren typischen Verhältnisse, bietet jedoch in einer Beziehung eine sehr auffallende Abweichung dar. Es ist das die zwischen dem rechten Commissuralganglion und dem Subintestinalganglion befindliche Commissur, die Intervisceralcommissur, wie ich sie nannte. Sehen wir uns unter den übrigen Familien der Chiasmoneuren um nach ähnlichen Einrichtungen, die man zur Erklärung heranziehen könnte, so treten uns nur die Vermetiden entgegen. Es wurde oben dargethan wie bei Vermetus eine Anastomose zwischen dem linken Commissuralganglion und rechten primären Pallialnerven existirt. Denkt man sich den Ursprung dieser Anastomose von dem oberen Ende der Visceralcommissur verschoben gegen das Subintestinalganglion resp. den Chiasmopallialnerven hin und dieselbe gleichzeitig verkürzt, so hat man das bei Turritella angetroffene Verhältniss. Sowohl die Lage der Ursprungsstelle der Nerven von den Commissuren als auch die absolute Länge der einzelnen Nerven und Commissuren unterliegt bekanntermassen den grössten Schwankun-

gen, so dass eine solche Erklärung durchaus nichts unwahrscheinliches enthält. Gemeinsam ist eben beiden Familien, den Vermetiden wie den Turritelliden, die Existenz einer besonderen Anastomose zwischen der linken Visceralcommissur und dem rechten Commissuralganglion, resp. dem aus ihm entspringenden secundären Pallialnerven. Dass das Verhalten von Vermetus in der That für die Erklärung der Intervisceralcommissur von Turritella herangezogen werden darf und muss, geht nicht nur daraus hervor, dass ähnliche Bildungen bei anderen Familien sich, soweit bekannt, nicht vorfinden, sondern auch aus dem Umstande, dass ebenso wie nach dem Nervensysteme auch nach den übrigen Organsystemen, namentlich nach der Schale und dem Gebisse, die Vermetiden als die nächsten Verwandten der Turritelliden erscheinen. Die Uebereinstimmung, welche zwischen den genannten beiden Familien bezüglich des Nervensystems besteht, ist daher nichts weniger als zufällig.

Indem hinsichtlich des Verhaltens der Intervisceralcommissur sowie ferner im Mangel eines deutlichen Subintestinalganglion Vermetus die tiefere Stufe einnimmt, wird man phylogenetisch die Vermetiden für die älteren von beiden Familien halten müssen. Dem widerspricht nur scheinbar der Umstand, dass die Schale der Vermetiden in der Jugend spiralig gewunden ist wie die der Turritellen, denn die Unregelmässigkeit des Gewindes ist erst innerhalb der Vermetiden erworben und daher auch nicht bei den Turritellen vorhanden, welche schon sehr früh von den Vermetiden sich abgezweigt haben müssen.

Scalaria hatte ich früher nicht zur Untersuchung erhalten können und es musste deshalb bisher die Frage nach der Stellung der Scalarien im Systeme noch als eine offene betrachtet werden. Bekanntlich hatten die Untersuchungen über den Bau der Radula, welche so vielfach zu überraschenden und mit den conchyliologischen Classificationen unvereinbaren Ergebnissen führten, die Solariiden, Janthiniden und Scalariiden als nächstverwandte Familien erkannt, welche in eine Unterordnung der Ptenoglossa vereint wurden. Durch die anatomische Untersuchung der Thiere erst konnte entschieden werden, ob die in der Schale oder die in der Radula sich documentirende Aehnlichkeit den wahren Sachverhalt zum Ausdruck bringe. Die Untersuchung des Nervensystems von Janthina und von Solarium hatte die durch die Radula zuerst erkannte nahe Verwandtschaft beider Gattungen in einer Weise bestätigt, welche es in hohem

Grade wahrscheinlich machen musste, dass auch der nach der Radula den Scalarien angewiesene Platz der richtige sein müsse, im Gegensatze zu der bei Berücksichtigung der Schale sich aufdrängenden Vermuthung naher Beziehungen zwischen Scalarien und Turritellen. Die im Folgenden enthaltenen Angaben über das Nervensystem von *Scalaria communis* (Fig. 6) bringen diese Frage zum Austrage, indem aus denselben in unzweideutiger Weise die nahe Verwandtschaft von *Scalaria* und *Janthina* hervorgeht. Das Nervensystem von *Scalaria*, weit davon entfernt wie dasjenige von *Turritella* den Typus der Chiastoneuren aufzuweisen, schliesst sich vielmehr so eng an dasjenige von *Janthina* an, dass es hier keiner eingehenden Beschreibung des Nervensystems von *Scalaria communis* bedarf, sondern dass es genügt auf meine Darstellung vom Nervensysteme der *Janthina planispirata*<sup>1)</sup> hinzuweisen und nur die Differenzen hervorzuheben. Die Cerebralammissur ist nicht ganz so lang wie bei *Janthina*. Das Commissuralganglion liegt unter dem Cerebralganglion, mit dem es durch eine kurze aber deutliche Cerebrovisceralammissur verbunden ist. Die Pedalganglien sind durch eine sehr kurze Commissur unter einander verbunden, deren Länge kaum der Hälfte des Durchmessers des Pedalganglion gleichkommt. Hierin unterscheidet sich *Scalaria* wesentlich von *Janthina*, wo die Pedalammissur eine beträchtliche Länge besitzt. In der Kürze der Pedalammissur und in der deutlichen Ausbildung der Cerebrovisceralammissur bietet *Scalaria* Merkmale dar, durch welche diese Gattung wenigstens bezüglich des Nervensystems auf einer etwas tieferen Stufe steht als *Janthina*. Auch die Buccalammissur ist bei *Scalaria* bedeutend kürzer wie bei *Janthina*. Sehr lang ist die Cerebrobuccalammissur. Das Abdominalganglion liegt wie bei *Janthina* ganz rechts, weshalb die linke Visceralammissur viel länger ist wie die rechte. Aus dem Abdominalganglion entspringen mehrere Nerven und aus der linken Visceralammissur kommen deren zwei, die in den Spindelmuskel treten und wohl den Nerven 7 und 9 von *Janthina* entsprechen. Ein sehr starker nach aussen in die seitliche Körperwand und den Mantel tretender Nerv entspringt links aus dem Cerebralganglion. Ob ein Branchialganglion und die zu ihm vom rechten Commissuralganglion ziehende Commissur vorhanden ist, vermag ich nicht zu sagen. Hinsichtlich der Hirnnerven sei nur noch erwähnt, dass der Sehnerv dicht neben

1) H. v. IHERING. Nervensystem. Tab. VII Fig. 28, pag. 107 ff.

dem starken Tentakelnerven entspringt. Aus dem Pedalganglion tritt ein sehr starker Nerv nach hinten in die Fusssohle. Am vorderen Rande des Pedalganglion liegt die Otocyste, welche einen einzigen kugelrunden 0,07 Mm. grossen Otolithen enthält. Der Hörnerv entspringt nicht aus dem Pedalganglion. Er konnte eine Strecke weit deutlich gegen das Cerebralganglion verfolgt werden.

Aus dem soeben mitgetheilten Befunde geht mit Sicherheit hervor, dass *Scalaria*, *Janthina* und *Solarium* wie im Gebisse so auch im Nervensystem einander sehr nahe stehen, und dass daher die Unterordnung der *Ptenoglossa* (Gray) Trosch. als eine sehr wohlbegründete anzusehen ist.

Das Nervensystem von *Valvata piscinalis* stimmt mit demjenigen von *Neritina* und *Ampullaria* im allgemeinen überein, doch bedürfen meine an zu kleinen Thieren angestellten Untersuchungen noch der Prüfung. Die Cerebralcommissur ist kurz, die Buccalganglien liegen nahe an einander. Die Pedalcommissur ist kurz und dick. Hinter den Pedalganglien liegen die beiden Commissuralganglien, welche unter einander durch eine ziemlich kurze, übrigens nicht deutlich genug erkannte Quercommissur verknüpft sind, und von denen wohl das rechte auch das Abdominalganglion enthält. Aus dem linken Commissuralganglion kommt ein stärkerer Nervenstamm, der nach hinten läuft und sich dabei im Bogen auf dem Boden der Leibeshöhle, also auf der oberen Fläche der Fusssohle nach rechts wendet. Er innervirt den Spindelmuskel und die Masse der Körperwand. Bedarf, wie bemerkt, auch das Nervensystem von *Valvata* einer nochmaligen Untersuchung an günstigerem Material, so dürfte doch die Zugehörigkeit von *Valvata* zu den Orthoneuren wahrscheinlich gemacht sein.

Das Nervensystem der Columbellen ist bisher noch nicht untersucht worden, so dass die folgenden Mittheilungen über das Nervensystem von *Columbella rustica* L. nicht unerwünscht sein dürften. Das Nervensystem dieser Schnecke zeigt ganz die für die übrigen Rhachiglossen charakteristischen Verhältnisse. Die sämtlichen Ganglien des Centralnervensystems liegen dicht an einander gedrängt um den Oesophagus, hinter oder richtiger unter dem Rüssel. Die Cerebralganglien berühren sich in der Mittellinie. Direct unter ihnen liegen etwas nach vorn hin die in der Mittellinie aneinander stossenden Pedalganglien. Hinter ihnen liegen die drei



Ganglien des Visceralnervensystems. Die Commissuralganglien stossen nach vorn dicht an die Pedalganglien, während das Abdominalganglion, welches zwischen den Commissuralganglien gelegen ist, etwas mehr zurückgelegen ist. Auf diese Weise bleibt zwischen den pedalen und den visceralen Ganglien eine mittlere kleine Oeffnung. Mit dem rechten Commissuralganglion ist das Branchialganglion durch eine sehr kurze, dicke Commissur verbunden. Die Otocyste liegt am Pedalganglion, ist 0,18 Mm. gross und enthält einen einzigen kugelrunden 0,1 Mm. grossen Otolithen.

Das Nervensystem der Toxoglossen ist bisher nur sehr ungenügend bekannt geworden. In der älteren Literatur liegt nur die wenig genaue Untersuchung des *Conus mediterraneus* bei POLI<sup>1)</sup> vor. Ich selbst hatte dann Gelegenheit das Nervensystem von *Conus literatus* zu untersuchen, jedoch nur an einem nicht sehr gut erhaltenen Alkoholthiere. Es war mir daher sehr erwünscht in Triest den *Conus mediterraneus* Brug. untersuchen zu können. Das Nervensystem desselben zeigt im Allgemeinen ganz die Verhältnisse, welche ich als charakteristisch für dasjenige von *Conus literatus* hervorgehoben habe. Die Commissuralganglien sind innig mit den Cerebralganglien verschmolzen und bilden mit ihnen zusammen eine einzige grosse Ganglienmasse, welche dicht hinter dem kurzen Rüssel, über der Speiseröhre gelegen ist. Die hintere äussere Portion derselben wird jederseits von den Commissuralganglien gebildet, welche nur undeutlich sich gegen die Cerebralganglien absetzen. Die Pedalganglien berühren sich in der Mittellinie. Von den beiden Commissuren, die jederseits das Pedalganglion mit der oberen Ganglienmasse verbinden, ist die visceropedale, also die hintere, die dickere. Hinter der letztgenannten Commissur entspringt die Visceralcommissur, welche direct nach unten steigt um mit derjenigen der anderen Seite in dem Abdominalganglion zusammenzustossen. Jede Visceralcommissur ist sehr kurz, so dass der viscerele Schlundring kaum weiter ist als derjenige, welcher von den Pedalganglien und ihren Commissuren gebildet wird. In dieser Hinsicht finden sich mithin innerhalb der Toxoglossen, ja innerhalb der Conoideen bemerkenswerthe Unterschiede, da bei *Conus literatus* die Visceralcommissur sehr lang ist, das Abdominalganglion also weit von den Commissuralganglien entfernt liegt. Da bei den Rhachiglossen, von denen die Toxoglossen phylogenetisch abzulei-

<sup>1)</sup> H. v. Ihering. Nervensystem. pag. 125.

ten sein dürften, die Visceralcommissur sehr kurz ist, so wird wohl die Verlängerung der Visceralcommissur einen innerhalb der Toxoglossen erworbenen, vielleicht nur einem kleinen Theile derselben zukommenden Zustand repräsentiren. Ob ein Branchialganglion existirt, konnte auch hier nicht erkannt werden, doch ist der Branchialnerv vorhanden. Die Buccalganglien sind klein: sie sind untereinander durch eine ziemlich lange Buccalcommissur verbunden. Sie liegen nahe vor den Cerebralganglien an der Unterseite des Rüssels. Durch den von ihnen und den sympathischen Commissuren gebildeten vordersten Schlundring tritt ausser dem Oesophagus auch der Ausführungsgang der Giftdrüse durch. Aus dem Abdominalganglion entspringen zwei starke Nerven, von denen der eine mehr nach rechts entspringende sich in die Körperwand der rechten Seite und den Spindelmuskel begibt, wogegen der andere nach Abgabe eines Astes für den Spindelmuskel weiter nach hinten zieht, wahrscheinlich um zu den Eingeweiden mit Ausschluss des Darmtractus Nerven zu geben. Doch bedarf letzterer Punct noch weiterer Erforschung. Aus dem Pedalganglion entspringen zahlreiche Nerven für den Fuss. Die 0,28 Mm. grosse Otocyste enthält einen einzigen kugelförmigen 0,136 Mm. grossen Otolithen.

Wenden wir uns nun zur vergleichenden Besprechung der einzelnen Theile des Centralnervensystems. Zunächst ist durch die hier mitgetheilten Untersuchungen das schon früher ausgesprochene Ergebniss entschieden bestätigt worden, dass nämlich das Pedalganglion der Arthrocochliiden nicht demjenigen der Platycochliiden homolog sei, sondern dass es aus einer echten Bauchganglienreihe durch secundäre Verschmelzung hervorgegangen, in derselben Weise wie die einfache Bauchganglienmasse der brachyuren Decapoden oder der Spinnen u. a. aus der gegliederten Ganglienreihe entstand. Dabei bilden gerade die Fissurelliden ein sehr instructives Zwischenglied, indem bei ihnen die Verschmelzung noch nicht sehr weit gediehen ist, so dass zwischen den beiden Hälften der Palliopedalganglienmasse noch Quercommissuren ausgespannt sind. Dennoch sind die früheren Angaben durch die vorliegenden Untersuchungen nicht unwesentlich modificirt. Es war mir nämlich früher nicht gelungen das Verhalten der primären Pallialnerven bei den Fissurellen zu erkennen und ich glaubte daher, dass dieselben sich innerhalb der Arthrocochliiden noch erhalten hätten in den aus den Commissurganglien entspringenden Nerven. Jetzt aber hat sich das Verhält-

niss so gestaltet: bei Chiton liegen die primären Pallialnerven nach aussen und oben von den primären Pedalnerven und sie gehen hinten im Bogen in einander über, wobei sie dicht über das hintere Ende der primären Pedalnerven hinlaufen ohne aber mit ihnen zusammenzuhängen. Die Quercommissuren sind nur zwischen den pr. Pedalnerven ausgespannt. Bei *Haliotis* liegen die pr. Pallialnerven dicht an den pr. Pedalnerven an. Hinten gehen sie nicht in einander wie bei Chiton über, sondern sie verschmelzen mit den pr. Pedalnerven. Die hinterste Quercommissur zwischen letzteren enthält daher wohl auch Fasern, durch welche die pr. Pallialnerven unter einander verbunden sind. Bei *Fissurella* und *Emarginula* findet sich nun genau dasselbe, nur sind die betr. Längsnervenzämme bedeutend verkürzt unter Zunahme der Dicke. Die primären Pedalnerven stechen bei *Fissurella* schon durch ihre gelbe Farbe deutlich gegen die nach aussen von ihnen liegenden, weiss erscheinenden pr. Pallialnerven ab. Die Quercommissuren befinden sich nur zwischen den pr. Pedalnerven und sind in ihrer Anzahl bei den verschiedenen Gattungen und Arten wechselnd. Die pr. Pallialnerven stehen am vorderen und am hinteren Ende der Palliopedalganglienmasse untereinander durch je eine kurze dicke Quercommissur in Verbindung und sind ebenda auch mit den pr. Pedalnerven durch Fasern in Zusammenhang. Hinter dem Ende der Palliopedalganglienmasse sind die Verlängerungen der pr. Pedalnerven, denen auch noch Fasern von den pr. Pallialnerven beigemischt sind, durch zwei weitere kurze Quercommissuren in Verbindung gebracht.

Es geht also daraus hervor, dass die Pedalganglien der höherstehenden *Arthrocochliden* nicht direct der Bauchganglienreihe der Gliederwürmer verglichen werden können, sondern dass in die Bildung derselben auch noch die primären Pallialnerven mit eingegangen sind. Beide zusammen, die Pallialnerven und die Pedalnerven, gehen in die Bildung der primären Palliopedalganglienmasse ein, welche in *Fissurella maxima* noch erhalten ist, und aus welcher dann durch Verschmelzung des Visceralganglions mit ihr die secundäre Palliopedalganglienmasse entsteht, welche bei den hier besprochenen *Fissurelliden* vorliegt. Sie entspricht nur zum Theil den Pedalganglien, indem ihr vorderer Theil den Commissuralganglien der höherstehenden Gattungen gleichzusetzen ist, da aus ihm die Cerebrovisceralcommissuren und die Visceralcommissuren entspringen. Die Commissuralganglien sind also, wie ich schon früher nachwies, sowohl bei den Chistoneuren als auch bei den Orthoneuren bei den

tiefststehenden Gattungen mit den Pedalganglien verschmolzen, und ihre Ablösung von ihnen sowie die Annäherung und schliessliche Verschmelzung mit dem Cerebralganglion bei vielen der höherstehenden Gattungen, stellt den späteren Zustand dar.

Die primären Pallialnerven bleiben also bei den höherstehenden Arthrocochliden nicht erhalten, sondern sie gehen bei den Zeugobranchien in die Bildung der Palliopedalganglienmasse ein. Es war daher ein Irrthum, wenn ich früher glaubte, die aus den Commissuralganglien entspringenden, an der Kreuzung der Visceralcommissuren bei den Chiastoneuren nicht Theil nehmenden Nerven als Homologa der pr. Pallialnerven deuten zu müssen. Das geht auch daraus hervor, dass diese Nerven sich auch bei Haliotis und den Fissurelliden schon vorfinden, und sie sind daher als secundäre Pallialnerven zu bezeichnen.

Diese bei den Fissurelliden angetroffenen Verhältnisse bilden eine interessante Bestätigung der von GEGENBAUR ausgesprochenen Ansichten über die Entstehung der Pedalganglien der Mollusken, welche er auf die Bauchganglienkette der Würmer zurückführte. Freilich kann das nur im grossen und ganzen für richtig gelten und auch nur für die Arthrocochliden, während bei den Platycochliden die Pedalganglion abgelöste und nach unten verlegte Theile des einfachen dorsalen Schlundganglion der Protocochliden darstellen, welches dem gleichbeschaffenen Ganglien der Turbellarien homolog ist. Und dann ist hervorzuheben, dass nur die primären Pedalnerven mit ihren Commissuren der Bauchganglienkette der Würmer verglichen werden können, dass ausser ihnen aber auch noch die primären Pallialnerven in die Bildung der Pedalganglien eingegangen sind. Es weisen also in der That die niedersten Arthrocochliden eine Metamerenbildung auf, allein dieselbe kann nicht so aufgefasst werden wie das u. a. auch GEGENBAUR meinte. Nach GEGENBAUR<sup>1)</sup> wäre die Metamerenbildung entstanden »aus einem Wachstumsprocesse, und zwar aus einem Vorgange, den wir als Knospung bezeichnen«. Es mag sein, dass ein derartiger Modus der Entstehung neuer Metameren bei den Anneliden sehr verbreitet sei, aber bei denjenigen Gliederwürmern, auf welche die Arthrocochliden zurückgehen, ist eine solche Auffassung unzulässig. Es zeigt sich vielmehr, dass bei den niedersten Chiastoneuren und bei

<sup>1)</sup> C. GEGENBAUR. Grundzüge der vergl. Anatomie. II. Aufl. Leipzig 1870. pag. 501.



einem Theile der Amphineuren eine innere Gliederung vorliegt, welche äusserlich keinen entsprechenden Ausdruck findet. Es ist daher keinesfalls richtig, wenn man vielfach die Metamerie einfach und überall auf Knospung zurückführt. Es gibt jedenfalls auch Fälle, und sie verdienen wahrscheinlich in phylogenetischer Hinsicht weit mehr Berücksichtigung, wo eine innere Metamerie der äusseren vorausgeht. Dass auch bei den Gliederwürmern noch ähnliches vorkommt, zeigt ja das Beispiel der Hirudineen, wo bekanntlich die oft ungleichmässige oder fast ganz zurücktretende äussere Ringelung der inneren Gliederung ebensowenig entspricht, wie die acht Schalenstücke der Chitoniden deren innerer Segmentirung. Diese innerhalb der Hirudineen so sehr variirende äusserliche Ringelung darf daher nicht auf die echte äussere Segmentirung bezogen werden, welche bei den Chaetopoden vorliegt, und es stellen daher die Hirudineen gleichfalls Würmer dar, bei welchen die innere Segmentirung der äusseren vorausgegangen, resp. bei welchen die letztere noch nicht eingetreten ist. Die innere vom Nervensystem ausgehende Segmentirung wird bei den Anneliden in der Weise weitergebildet, dass zur inneren Segmentirung die entsprechende äussere hinzutritt, während sie bei den Arthrocochliiden durch Verschmelzung rückgebildet wird.

Eine der schwierigsten und bisher noch nicht als gelöst anzusehenden Aufgaben ist die Erklärung des Zustandekommens der Kreuzung der Visceralcommissuren bei den Chiastoneuren. Ich habe in meinem Buche mich schliesslich dahin ausgesprochen, dass die Kreuzung nicht die Folge sein könne einer Verschiebung von Theilen des Körpers, durch welche auch die Nerven- und Visceralcommissuren umgelagert würden, sondern dass die Ursache in einer Umlagerung der Visceralcommissur zu sehen sein dürfte, welche veranlasst sein könnte durch die Verschiebung der Eingeweide resp. ihrer Ausführungsgänge vom hinteren Körperende nach der rechten Seite. Es schien mir damals die Annahme am meisten für sich zu haben, dass ursprünglich nur der Genitalnerv aus der Visceralcommissur entsprang, und dass die Chiastopallialnerven eine später entstandene Neubildung repräsentirten, dass sie erst entstanden seien, als schon die Kreuzung der Commissuren bestand. Diese Annahme hat jedoch das missliche, dass man die Entstehung der Chiastopallialnerven als eine complete Neubildung ansehen muss, als ein Hervorspriessen neuer Nerven aus einer Commissur oder einem Gauglion. Eine solche Entstehung neuer Nerven ist, wenn auch die Möglichkeit der-

selben nicht in Abrede gestellt werden kann, bis jetzt nirgends sicher erwiesen und jedenfalls bildet sie nicht die Regel. Der Vorgang, durch den es in den meisten, wo nicht in allen Fällen zur Neubildung von Nerven kommt, ist der, dass von einem grösseren Stamm ein Ast, sei es durch Verkürzung des Stammes, sei es durch Verschiebung der Ursprungsstelle jenes Zweiges, sich ablöst und somit als ein selbständiger Nerv aus der Commissur oder dem Ganglion entspringt. Es musste daher jene Erklärung nur als eine provisorische gelten, indem es noch an Material zur Entscheidung gebrach. Durch die Untersuchung des Nervensystems der *Fissurella costaria* ist nun in unerwarteter Weise Aufschluss gewonnen worden. Es bildet nämlich jene Species ein Uebergangsglied von den Orthoneuren zu den Chistoneuren. Während bei den typischen Gattungen der letzteren die rechts entspringende Visceralcommissur über den Darm hin nach links, und die links entspringende unter dem Darne hin nach rechts verläuft, ziehen bei jener *Fissurella* beide Visceralcommissuren unter dem kropffartig angeschwollenen Oesophagus nach rechts hin. Dabei liegt die rechte, d. h. die rechts entspringende Visceralcommissur vor der linken. Letztere bildet an der rechten Körperwand das Subintestinalganglion, aus welchem der rechte Chistopallialnerv entspringt. Die rechte Visceralcommissur schlägt sich aber um den Oesophagus nach oben herum und bildet oben an der die Leibeshöhle bedeckenden Wand ein Ganglion, aus welchem der linke Chistopallialnerv entspringt, der sich in der oberen Körperwand bis gegen die linke Seitenwandung hin verbreitet. Das Supraintestinalganglion aber liegt noch nicht an der linken Seite, sondern nahe der Medianlinie über dem Darne. Wird auch die definitive Entscheidung erst nach weiteren beweisenden Untersuchungen möglich sein, so macht dieser Befund es doch in hohem Grade wahrscheinlich, dass die Kreuzung der Visceralcommissuren dadurch zu Stande gekommen, dass das Verbreitungsgebiet des linken Chistopallialnerven, welches ursprünglich an der rechten Körperseite und der oberen Wandung gelegen war, sich mehr und mehr nach links hin ausdehnte, und dadurch die bekannte Umlagerung der Visceralcommissur zur Folge hatte. Den Ausgang bildet dabei die einfache Visceralcommissur der Orthoneuren, dann folgen als Zwischenstadien Formen wie *Fissurella costaria*, bei welchen die Visceralcommissur asymmetrisch nach rechts verschoben ist, bedingt durch die rechtsseitige Lage des Genitalapparates, welcher seinen Nerven aus der Visceralcommissur erhält.

Fassen wir zum Schlusse die Hauptergebnisse dieser Abhandlung zusammen, so lauten sie:

- 1) Die primären Pallialnerven gehen bei Chiton am hinteren Körperende bogenförmig in einander über.
- 2) Bei Fissurella gehen die primären Pallialnerven in die Bildung der Palliopedalganglienmasse ein, so dass sie bei den höherstehenden Arthrocochliden nicht mehr vorhanden, sondern in den Pedalganglien enthalten sind.
- 3) Fissurella costaria bildet hinsichtlich des Visceralnervensystems ein Uebergangsglied von den Orthoneuren zu den Chiastoneuren. Die Kreuzung der Visceralcommissuren kommt dadurch zu Stande, dass sich das Verbreitungsgebiet des linken Chiastopallialnerven von rechts nach links hin ausdehnt.
- 4) Scalaria ist auch dem Nervensystem nach nächst verwandt mit Janthina, so dass die Abtheilung der Ptenoglossa als eine sehr gut begründete anzusehen ist.
- 5) Die Intervisceralcommissur von Turritella findet ihre Erklärung durch die bei Vermetus bestehenden Anastomosen; es sind daher Turritelliden und Vermetiden nahverwandte Familien.

Anhangsweise sei hier noch erwähnt, dass es mir auch gelungen ist, die Stellung der Phoriden mit ziemlicher Sicherheit zu ermitteln. Die mir zur Untersuchung überlassenen Exemplare von *Onustus trochiformis* Born. waren durch die Herausnahme der Radula zu sehr beschädigt worden, als dass es möglich gewesen wäre das Nervensystem gut zu präpariren. Doch erkannte ich deutlich ein grosses unter dem Darm gelegenes Ganglion von dem zwei grosse Nervenstämme nach hinten hin zu Geschlechtsapparat und Spindelmuskel abgingen. Das Ganglion kann nach Lage und Verlauf der Nerven nur das Abdominalganglion gewesen sein und es kann deshalb, sowie der nach vorne hin von ihm abtretenden Commissuren wegen das Nervensystem nicht einer chiastoneuren Schnecke angehört haben. Es ist also der früher von mir den Phoriden angewiesene Platz in der Nähe der Capuloideen der richtige. Derschon von MOERCH beschriebene Penis von *Onustus* hat eine Rinne. Die primäre linke Kieme besteht in einer schmalen Leiste neben der einfiederigen translocirten primären rechten Kieme. Die Phoriden gehören daher zu jenen Orthoneuren, von welchen die Heteropoden ihren Ursprung genommen haben können.

Erlangen, Ende October 1876.

# Erklärung der Abbildungen.

## Tafel X.

<i>Ce</i> = Cerebralganglion.	<i>ce.co.</i> = Cerebralcommissur.
<i>Co</i> = Commissuralganglion.	<i>ce.pe.co.</i> = Cerebropedalcommissur.
<i>Pe</i> = Pedalganglion.	<i>ce.vi.co.</i> = Cerebrovisceralcommissur.
<i>Ab</i> = Abdominalganglion.	<i>vi.pe.co.</i> = Visceropedalcommissur.
<i>Spr</i> = Supraintestinalganglion.	<i>vi.co.</i> = Visceralcommissur.
<i>Sb</i> = Subintestinalganglion.	<i>vi.co.s.</i> = linke } Visceralcommissur.
<i>Bu</i> = Buccalganglion.	<i>vi.co.d.</i> = rechte }
<i>ot</i> = Otocyste.	

Fig. 1. Sympathisches Nervensystem von *Chiton squamosus* Poli.

*bu.co.* = Buccalcommissur. *a.bu.co.* = accessorische Buccalcommissur. *ce.bu.co.* = Cerebrobuccalcommissur.

Fig. 2. Nervensystem von *Fissurella costaria* DeFr.

*p.pl.* = primärer Pallialnerv. *p.pe.* = primärer Pedalnerv.

Fig. 3. Secundäre Palliopedalganglienmasse von *Emarginula Huzardi* Payr.

Fig. 4. Centralnervensystem von *Vermetus gigas* Biv.

Die Cerebralcommissur ist durchschnitten und die Cerebralganglien sind nach unten geschlagen. Der hintere Theil der Visceralcommissur mit dem Abdominalganglion ist nicht gezeichnet.

Fig. 5a. Nervensystem von *Turritella communis* Risso.

Die Pedalganglien sind entfernt und die Commissuren *ce.pe.co.* und *vi.pe.co.* sind nach aussen geschlagen.

*i.vi.co.* = Intervisceralcommissur.

Fig. 5b. Pedalganglien von *Turritella communis* Risso.

Fig. 6. Nervensystem von *Scalaria communis* Lam.



# Ueber die Luftsäcke der Vögel.

Von

H. Strasser.

---

(*Aus dem anatomischen Institute zu Breslau.*)

---

Mit Tafel XI.

## I. Allgemeines.

Die Untersuchung der Luftsäcke habe ich in Breslau im Jahr 1874 in Angriff genommen und später in Bern, allerdings mit verschiedenen Unterbrechungen, weiter geführt. Fast das gesammte, z. Th. sehr werthvolle Material wurde mir aus dem Breslauer anatomischen Institut durch die Güte des Herrn Prof. HASSE in liberalster Weise zur Verfügung gestellt. Ich spreche demselben für seine wirksame und anhaltende Hülfe während der ganzen Dauer der Arbeit meinen wärmsten Dank aus. Ferner bin ich den Herren Professoren AEBY und LANGHANS in Bern für die Unterstützung, welche mir bei ihnen zu Theil wurde, sehr verbunden.

Der ganze Gang der Arbeit und die Rücksicht auf die möglichste Ausnützung des gegebenen Materiales brachten es mit sich, dass in erster Linie die anatomischen Verhältnisse der Luftsäcke in den verschiedenen Vogelklassen festgestellt und die bisherigen Angaben hierüber geprüft, gesichtet und erweitert wurden, und dass erst allmählig allgemeinere Gesichtspuncte über das Verhalten der Luftsäcke zu den Organen und Geweben des Vogelkörpers und über die Bedingungen ihrer verschiedenartigen Ausbildung, ihrer ontogenetischen und phylogenetischen Entstehung überhaupt sich ergaben.

Die anatomische Untersuchung führte bald zu der Ueberzeugung, dass die vorliegenden Angaben über die Luftsäcke durchaus unvollstän-

dig und lückenhaft sind. SAPPEY berücksichtigt in seiner bekannten fundamentalen Arbeit in diesem Gebiete wesentlich nur die Ente; CAMPANA veröffentlichte 1875 eine Monographie über den Respirationsapparat des Huhnes. Die Notizen über andere Vogelspecies sind äusserst spärlich und ungenau. Wo der häufig vorkommenden weiter als bei Huhn und Ente fortgeschrittenen Ausbildung der Luftsäcke gedacht wird, geschieht es meist nur durch Bestimmung der Ausdehnung der Knochenpneumaticität. Die Art und Weise, wie die Luftsäcke an die pneumatischen Oeffnungen herandringen, ist zum Theil ungenau und unrichtig, zum Theil gar nicht bekannt<sup>1)</sup>.

Nach JACQUEMIN<sup>2)</sup> dringt die Luft von der Achselhöhle in die Ellenbeuge und von der Hüftgelenkgegend zur Kniebeuge nur durch Vermittlung der Knochenhöhlen (Vulturiden), nach NITZSCH<sup>3)</sup> dagegen wahrscheinlich durch Räume aussen am Knochen, eine Ansicht, welcher auch R. OWEN kurz beipflichtet. Genauer untersucht ist aber meines Wissens der Weg, den der Luftsack zu den entfernten Extremitätenknochen nimmt, nicht; auch die Angaben von NITZSCH über pneumatische Oeffnungen innerhalb des Bereiches der Gelenkhöhlen sind bis jetzt nicht näher geprüft.

Ebenso unzureichend ist die Erkenntniss von der Bedeutung der Luftsäcke für den Vogelorganismus. Die französische Schule beschränkt sich wesentlich auf die Erörterung der physiologischen Beziehungen. Die von SAPPEY und CAMPANA mit guten Gründen dargelegte Bedeutung für die Mechanik der Respiration und die Längung einer directen Bedeutung der Luftsackwand für die Bluterneuerung ist von SELENKA (in Artikel Aves von BRONNS Kl. u. A.) nicht berücksichtigt. CAMPANA hat auch die Erleichterung des Fluges durch relative Verminderung des Körpergewichtes, welche bisher ziemlich allgemein anerkannt wurde, in Frage gestellt.

Daher ist es wohl gerechtfertigt, alle diese Fragen einer erneu-

<sup>1)</sup> Um ein Beispiel anzuführen, so steht in verschiedenen Darstellungen die Angabe, dass die mittlern Rumpfluftsäcke (die diaphragmatischen SAPPEY's) mit keinen Knochenhöhlen communiciren, während dies recht häufig bei den vordern dieser mittlern Luftsäcke der Fall ist; dieselben communiciren z. B. bei *Ardea cinerea* mit den Knochenhöhlen im Seitenrande des Sternum.

<sup>2)</sup> JACQUEMIN. II. Mémoire: Sur la pneumaticité du squelette des oiseaux. *Nova Acta, A. L. C. nat. cur. t. XIX. 1842. pag. 2 u. ff.*

<sup>3)</sup> NITZSCH. Ueber die Pneumaticität und einige andere Merkwürdigkeiten des Skeletes der Kalaos. 1826.

ten Behandlung zu unterziehen und sie mit derjenigen nach der Entstehung der Luftsäcke in Beziehung zu bringen.

In der folgenden Darstellung befolge ich nun den umgekehrten Weg, den die Untersuchung genommen hat, indem ich die Resultate derselben, soweit sie allgemeiner Natur sind, voranstelle. Dies geschieht in der Ueberzeugung, dass die specielle anatomische Darstellung der Luftsäcke nur dann als Beitrag zum wissenschaftlichen Material von einigem Werth ist, wo sie zusammenfassen, das Unwichtige ausscheiden und von rationellem Gesichtspuncte geleitet werden kann. Durch Hinausschieben ihrer Redaction, wenn damit Vermehrung des untersuchten Materiales und Lösung entwicklungs geschichtlicher Fragen einhergeht, wird sie an Einfachheit und Brauchbarkeit nur gewinnen. Ich hoffe, schon durch das aus der bisherigen Untersuchung Gewonnene für eine rationellere Behandlung, auch wenn sie von anderer Seite unternommen wird, Einiges beitragen zu können, ferner auch durch eine genaue Verfolgung der ersten Entwicklung der Luftsäcke für die richtigere Erkenntniss der Pneumacität des Vogelkörpers zu arbeiten.

Ich werde in erster Linie die in der Ontogenese mögliche Beeinflussung des Luftsackwachsthum's durch äussere Einflüsse und die Bedeutung des Luftsackes für die Veränderungen seiner Umgebung, in zweiter Linie dann die Ursachen für die Weiterentwicklung desselben in der Phylogenese und die Gründe für die Vererbung dieser Einrichtung ins Auge fassen<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Erst durch eine genaue Kenntniss und Würdigung der in der Ontogenese möglichen secundären Wachsthum'serscheinungen eines Organes, d. h. solcher, welche nach allgemeinen physikalischen und chemischen Gesetzen durch den Einfluss der umgebenden Theile und deren selbstständige Veränderungen bedingt sind, und durch den möglichst scharfen Ausschluss solcher Beeinflussung wird das Gebiet definirt und abgegrenzt, innerhalb dessen nach vererbten Wachsthum'serscheinungen und nach den Gründen der Vererbung gesucht werden muss. Jene Kenntniss ist ausserdem ein kleiner Beitrag zu den Vorarbeiten für die Lösung der Frage, wie die Variationen zu Stande kommen, einer Frage, welche vollständig von derjenigen nach den Gründen der Vererbung different ist. Die Ursachen der Variation liegen zeitlich vor dem Moment, wo die Variation manifest wird; bestehen in feinern und gröbern Veränderungen in dem schon abgelaufenen Theil der Ontogenese. Den ersten Anstoss für letztere zu finden ist vorläufig unmöglich. Jedes Bereichern der Kenntnisse über die Correlation der Wachsthum'serscheinungen hat den Werth der Vorarbeit; aber auch nur diesen.

## A. Ontogenetische Beziehungen.

Bezüglich der ersten Entwicklung der Luftsäcke muss ich auf die Darstellungen von RATHKE<sup>1)</sup>, SELENKA<sup>2)</sup>, FOSTER-BALFOUR<sup>3)</sup> verweisen.

Habe ich SELENKA recht verstanden, so entstehen diese Bildungen aus dem ventralen Theil der Lungenanlage, demjenigen, aus welchem auch der Hauptbronchus sich entwickelt, während der obere, dorsale Theil des Lungenbläschens zum Lungenparenchym wird: anfangs sind erstere ein einfaches Gallertklümpchen, in welchem später drei kleine Scheidewände auswachsen. In der Folge vergrößert sich die Ausdehnung der Luftsäcke im Verhältniss zu derjenigen der Lunge und der übrigen Eingeweide bedeutend. SELENKA erwähnt, dass dieselben schon einige Tage vor dem Ausschlüpfen des Hühnchens sämtliche Eingeweide der Brust und des Bauches umgeben.

Am eben ausgeschlüpften Hühnchen dringt die Luftsackmembran schon in der Spalte zwischen den beiden Coracobrachialmuskeln<sup>4)</sup> hinaus gegen den M. pectoralis; eine Woche später fand ich unter diesem Muskel schon eine deutliche kleine Ampulle. Bei den meisten Vögeln erreicht die Luftsackmembran schliesslich die Haut der Achselhöhle oder dringt doch bis zum Rand des M. pectoralis. ferner am ventralen Beckenrand vorbei unter die zunächst dem Hüftgelenk liegenden Muskeln, und an der Halswirbelsäule eine Strecke weit nach vorn. Das Eindringen derselben in den Knochen durch eigene Oeffnungen von aussen her ist bekannt genug. Gewöhnlich werden Humerus, Sternum, Coracoid, Becken, ein Theil der Wirbelsäule und der Rippen, häufig auch noch das Femur, seltener schon das Schulterblatt und die Furcula pneumatisch. Immerhin gibt es eine ganze Anzahl von Arten, bei welchen die Pneumaticität des Skeletes einen noch viel höhern Grad erreicht und damit einhergehend auch die Pneumaticität der Weichtheile: dann er-

<sup>1)</sup> RATHKE, H. Ueber die Entwicklung der Athemwerkzeuge bei den Vögeln und Säugethieren. 1828. Nova Acta. t. XIV. pag. 161—216.

<sup>2)</sup> SELENKA, E. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Luftsäcke des Huhns. SIEB. u. KÖLL. XII. 1866. pag. 179.

<sup>3)</sup> FOSTER-BALFOUR. Grundzüge der Entwicklungsgeschichte. D. A. pag. 129.

<sup>4)</sup> Nomenclatur von SELENKA. (In BRONN's Klassen und Arten d. Th. pag. 114.)



strecken sich die Luftsäcke inner- oder ausserhalb des Knochens bis zu den äussersten Phalangen der Hand, ja sogar des Fusses, ans vordere und hintere Ende der Wirbelsäule, und in grosser Ausdehnung unter die Körperhaut und zwischen die Federwurzeln etc. <sup>1)</sup>).

Ein zweites System von Lufträumen entwickelt sich von der Nasenrachenhöhle (resp. ihren Dependenzen: tuba Eustachii, Paukenhöhle) aus in die Knochen des Schädels.

Bei allen noch lebenden Vogelspecies finden sich mindestens die Rumpf- oder innern Luftsäcke entwickelt. Beim Apteryx sollen diese nach OWEN <sup>2)</sup> sehr klein sein und nicht durch das Zwerchfell durchdringen.

Sehr früh fällt nun in der Entwicklung der Luftsäcke die grosse Abhängigkeit von den Wachstumsverhältnissen ihrer Umgebung und der Mangel einer selbstständigen Form auf. Abgesehen vielleicht von den ersten ontogenetischen Anfängen ist an ein primäres variiren des Luftsackapparates nicht zu denken.

Durch ganz feine Gefäss- oder Nervenzweige findet man oft die Luftsackwand aufgehalten, so dass eine Falte sich bildet; in die kleinsten Zwischenräume legt sich dieselbe hinein. Wo die umgebenden Theile fest sind, oder nur in beschränktem Maasse gegen einander sich verschieben, da haftet die Membran ihnen dicht und sicher an; nur wo sehr plötzliche und umfangreiche Verschiebung vorkommt, wie etwa an den Darmschlingen, findet sich die Luftsackwand mehr isolirt, aber nur, um sich der jeweiligen Umgebung in jedem Momente genau anschliessen zu können. Von aussen eröffnet sinkt daher der betreffende Luftsackabschnitt nur in dem letztern Fall zusammen. Im Allgemeinen ist die Präparation bei einiger Uebung leicht mit den gewöhnlichsten anatomischen Hilfsmitteln auszuführen. Es hat auch keinen Sinn, ihre Raumfigur für sich allein ins Auge zu fassen und nach Corrosionspräparaten bis ins Einzelne zu beschreiben. Ihre Gestalt ist blos von Bedeutung als Ausdruck für die Lagebeziehung der sie umschliessenden Formbestandtheile. Die Luftsäcke sind interstitielle Räume. Namentlich auffällig ist dies in dem vom Schultergürtel und dem

---

<sup>1)</sup> Ich habe die Gelegenheit gehabt, einen derartig hoch pneumatischen Vogelkörper bei *Sula bassana* genau zu untersuchen. Aehnlichen oder noch höhern Grad von Pneumaticität zeigen die grossen Vulturiden, *Pelecanus*, *Cygnus*, *Chauna*, *Marabu*, die *Buceroniden*.

<sup>2)</sup> R. OWEN. *Anatomy of Vertebrates* pag. 209

vordersten Theil des Thorax umschlossenen Raum. Oesophagus. Trachea und Trachealäste, Herz mit Pericard und grossen Gefässstämmen, Lungen und Stammbaugemuskulatur füllen im postembryonalen Leben diesen Raum bei weitem nicht aus, wohl aber in einem frühern Entwicklungsstadium. An sich nun ist die Gestalt des erwähnten prothoracalen Raumes eine sehr verschiedene und die verschiedenen Luftsäcke theilen sich bei den verschiedenen Arten durchaus nicht in übereinstimmender Weise in denselben: die gleichen, die bei der einen Art getrennt bleiben, öffnen sich bei der andern, ja sogar bei einem andern Individuum derselben Art in einander; die Grössenausdehnung, die Lage der Septa und Falten wechselt; selbst bei der ersten Anlage der Luftsäcke, in der Zahl und Lagerung der broncho-receptaculären Communicationsöffnungen oder Infundibula zeigen sich Verschiedenheiten, — ohne dass dadurch an dem Endresultat, der vollständigen Ausfüllung des durch Auseinanderrücken der Organe gebildeten Raumes etwas geändert wird. Die Möglichkeit des Nachdringens der Luftsackmembran ist durch die günstige Lage der Luftsackanlage gleichsam im Centrum dieser Wachstumsverschiebung gegeben; die Verschiedenheiten der Lageverhältnisse und Lageveränderungen im Einzelnen aber bewirken, dass dieses Nachrücken in recht verschiedener Weise bei den einzelnen Species vor sich geht. Ich bin überzeugt, dass sich auch in der Anordnung der ersten Anlagen der einzelnen Luftsäcke ein Zusammenhang mit bestimmten Wachstumsverschiebungen derjenigen Organe, welche das Respirationsorgan umgeben, wird nachweisen lassen<sup>1)</sup>.

Wo die umgebenden Organe von einander abrücken und ihre dem Luftsack zugekehrten Flächen grösser werden, da wächst also die Luftsackmembran und folgt unmittelbar nach. Wo die Raumvergrösserung ohne evidentes Zuthun des Luftsackes geschieht, kön-

<sup>1)</sup> Seit MERREM und TIEDEMANN hat kaum Jemand mehr auf Verschiedenheiten hinsichtlich Zahl, Ausdehnung und gegenseitige Begrenzung der Rumpfluftsäcke bei verschiedenen Species aufmerksam gemacht. Die sich sehr widersprechenden Angaben der verschiedenen Autoren blieben wohl zum Theil deswegen jede für den folgenden Beobachter räthselhaft, weil verschiedene Arten untersucht wurden. Selbst CAMPANA denkt so wenig an die Möglichkeit erheblicher Variationen, dass er seine Befunde am Huhn ohne Weiteres zur Aufstellung einer Theorie der Respiration beim Flug und Höhenflug verwerthet und als einzige Verschiedenheit das Getrenntbleiben der Cervicalsäcke (SAPEX) bei mehreren Vogelspecies anführt.

nen wir die Einwirkung derselben auf den letzteren als Wachsthumspiration bezeichnen. Die Lufräume zwischen den Eingeweiden, den Muskel- und Knocheneinheiten vergrössern sich wesentlich durch Wachsthumspiration. Es ist auch klar, dass für Lageschwankungen der Wandtheile nach beiden Seiten einer Mittellage (z. B. bei den Muskeln, Eingeweiden) die Elasticität der Luftsackwand ihr Nachfolgen ermöglicht.

Nicht so einfach ist das Verhalten, wo der Luftsack allmähig an die Stelle von Fett tritt, oder wo er ins Innere des Knochens dringt. Für den bei der Bildung der pneumatischen Oeffnungen und der Pneumatisation der Markhöhlen stattfindenden Schwund von Fett und Knochenmark ist sichtlich das Herantreten des Luftsackes wenigstens eine der nothwendigen Bedingungen. Es handelt sich dabei wirklich um eine Ausdehnung des Luftsackes durch Schwund von Substanz. Beim Knochen aber ist noch zu entscheiden, ob die pneumatischen Oeffnungen und Höhlen durch Knochenschwund, oder durch Dehiscenz (Expansion), oder durch beide Vorgänge zugleich entstehen.

1. Neben einer Ausdehnung durch Wachsthumspiration kommt also für den Luftsack auch

2. eine Ausdehnung durch Elimination von Gewebestheilen in Betracht. Es fragt sich mit Rücksicht auf letztere, ob an der Luftsackwand eine selbstständige Resorptionsthätigkeit sich abspielt, ob chemische und physikalische Einflüsse zerstörend auf die Gewebe wirken, oder ob ein schon an sich in den Wachstumsverhältnissen der Gewebe liegender partieller Eliminationsprocess bloss durch die Gegenwart des Luftsackes eingeleitet oder begünstigt wird.

3. Endlich ist eine Ausdehnung des Luftsackes durch Bewegungseinflüsse denkbar und wir haben darauf hin das Verhalten desselben zur Haut einerseits, Muskulatur und Knochen andererseits zu prüfen.

Die Ausdehnung der Luftsäcke durch Wachsthumspiration wurde schon genügend hervorgehoben. Diejenige durch Elimination von Gewebsmasse hat in dem Pneumatisationsprocesse des Fett- und Knochengewebes ihre Paradigmata und muss noch genauer nach den aufgestellten Gesichtspuncten untersucht werden. Die Ausdehnung durch Bewegungseinflüsse soll zunächst Gegenstand der Erörterung sein.

Eine ausdehnende Wirkung auf irgend eine Ausfüllungsmasse, also auch auf den Luftsack, durch Verschiebung der umgebenden Theile muss namentlich in den Gelenkbeugen ausgeübt werden können, namentlich in denjenigen mit Winkelstellung und Anordnung der Muskulatur in zwei laterale Gruppen. Denkt man sich den Zwischenraum zwischen den Muskeln von der Haut mit einer gewissen Eigenspannung überbrückt, so wird letztere bei der Streckbewegung natürlich vermehrt. Die Haut wird vom Gelenke ab und auch aus dem Raum zwischen den Muskeln herausgezogen, wenn die Volumsdifferenz von innen her, durch Zuströmen von einem flüssigen oder sehr dehnbaren Medium, ausgeglichen werden kann; dieses Medium wird dabei im eigentlichen Sinne des Wortes aspirirt. Wo keine derartige Ausfüllungsmasse nachdringen kann, bleibt die Haut vermöge des auf jedem Quadratcm. Fläche entsprechend einem Gewicht von ca. 1 kgr. lastenden Luftdruckes trotz ganz bedeutender abhebender Zugkräfte in die Vertiefungen eingestülpt. Differenziren sich indem die Haut mit einer relativ festen Unterlage verbindenden Gewebe einzelne stärkere Adhäsionen heraus, so überträgt sich auf diese die Hauptwirkung der abhebenden Kraft, während der Zug, welchen die übrigen Gewebstheile zu erleiden haben, vermindert wird.

Bedingung nun für eine aspirirende Wirkung auf eine nicht unmittelbar der Haut anliegende Luftsackmembran ist:

- 1) dass eine negative Gewebsspannung nicht nur der Haut sondern auch des unterliegenden Zellgewebes eintritt;
- 2) dass dieses zeitweise negativ gespannte Gewebe durch eine verschiebbliche Masse mit der Luftsackwand in Verbindung steht.

Es ist nun nicht anzunehmen, dass eine solche Aspiration sich auf weite Abstände fortpflanzt; sie ist unter anderem um so geringer, je mehr die Haut durch einzelne starke Bindegewebszüge an eine feste Unterlage fixirt ist. Wo wirklich am Vogelkörper ein Abrücken der Haut, vom Luftsack gefolgt, stattfindet (in erster Linie in der Achselhöhle und an der Halsbasis), da ist der Luftsack schon längst und zwar wesentlich durch Wachsthumaspiration, durch Auseinanderrücken der Muskeln und Skelettheile in die Nähe und zuletzt auch bis an die Haut gelangt. Hand in Hand mit dem fortschreitenden Wachsthum geht von hier aus die Ablösung der Haut von ihrer Unterlage und zugleich das Vorrücken des Luftsackes nach der Seite des spitzen Winkels hin weiter. An dem letzteren



finden sich aber im Grunde die oben aufgestellten Bedingungen gegeben<sup>1)</sup>.

Umlagerung des verschieblichen Zellgewebes, Nachrücken und Ausdehnung (Wachsthum) der Luftsackmembran, Ausgezogenwerden der festern Adhäsionen, auf welche der Zug der Haut nun ungemindert einwirkt, sind hier wie dort die Hauptmomente beim Abrücken der Haut.

Eine ähnliche aspirirende Wirkung auf die Luftsackwand könnte nun auch statt von der Haut von der Muskulatur selbst durch Vermittlung des Zellgewebes ausgeübt werden, da, wo ein Muskel durch die Verschiebung seines Insertionspunctes von neben ihm liegenden Theilen abgezogen wird, wie etwa der Pectoralmuskel durch Rotation des ungleich breiten Humeruskopfes vom Coracoid und den Coraco-brachialmuskeln<sup>2)</sup>. Das Mitwirken einer solchen Bewegung zum Hinausdringen des Luftsackes lässt sich a priori nicht von der Hand weisen. Das Zellgewebe ist zur Zeit, wo der Luftsack unter den Pectoralis dringt, wenigstens beim Hühnchen sehr zart und verschieblich. Jedenfalls kann aber eine solche Bewegungsaspiration weder als ausschliessliche, noch als Hauptbedingung für das Hinausdringen der Luftsäcke an die Schulter oder unter die Muskeln der Hüfte hingestellt werden. Dass die Ausdehnung der Luftsäcke im Innern des Rumpfes durch Wachsthumaspiration zu Stande kömmt und ebenso auch vielerorts an den Extremitäten, unterliegt keinem Zweifel. Aber auch jene Räume, welche der Luftsack an Schulter und Hüfte zu allererst einnimmt, sind Wachsthumräume<sup>3)</sup>.

---

<sup>1)</sup> In Folge der centralen Spannung concaver Lamellen bleibt zwischen der Umschlagsfalte des Luftsackes und der Linie, in welcher die Haut von der Unterlage sich abhebt ein Zwischenraum mit negativ gespanntem Gewebe. Hier beobachtet man unter günstigen Umständen Fettansatz.

<sup>2)</sup> Das Maximum der Abhebung besteht bei abducirtem, möglichst gehobenen und derart rotirtem Humerus, dass die palmare Flügelfläche nach vorn und unten sieht.

<sup>3)</sup> Gerade der interstitielle Raum zwischen Pectoralis und seiner Unterlage ist schon bei seinem ersten Auftreten nicht bloß eine Function der Bewegung des Humerus, sondern er besteht auch beim Minimum der Abhebung des Pectoralmuskels, indem der M. coraco-brach. br. nicht mehr bis ins Niveau des Coracoids und des M. coraco-brach. lg. hinausreicht. An der allmäligen Vergrößerung des Interstitiums ist die Größenzunahme des Humeruskopfes nur ein Factor, der allerdings je nach der Stellung des Humerus verschieden gross ist. Die bestimmenden Verhältnisse liegen ausserdem in dem Vorragen der ganzen Schultergelenkgegend (Proc. articularis und furcularis

Mindestens ist im einzelnen Fall ein genaues Auseinanderhalten von Wachsthums- und Bewegungsaspiration nicht möglich. In welchem enghem Connex die Thatsache und das Maass der Abhebung zu den besondern anatomischen Verhältnissen jeweiligen steht, darauf näher einzutreten ist hier nicht der Ort.

Bemerkenswerth ist nun, dass im Allgemeinen die anatomischen Verhältnisse zur Bildung grosser subcutaner Lufträume um so günstiger sind, je grösser das Skeletgerüst ohne entsprechende Massenzunahme der Muskulatur aber bei Erhaltenbleiben der Zugrichtungen in den geometrisch ähnlichen Lagen sich zeigt. (Dies findet sich namentlich bei bedeutender Grösse und locomotorisch ausgezeichneter Leistung der Extremität, namentlich des Flugorganes.) Dieses Verhalten bedingt nämlich eine Vertiefung und Vermehrung der Einsenkungen der Körperoberfläche und die Bildung grosser, subcutaner Räume beim Abrücken der Haut. Der Luftsack tritt als Ausfüllungsmasse an die Stelle der Hauteinstülpung in den durch Wachsthum entstandenen Raum. Die Bewegungseinflüsse verschieben die Grenze zwischen beiden Ausfüllungsmedien in centrifugalem Sinn.

Das Abrücken der Haut ist die wichtigste Begünstigung für eine über das gewöhnliche Maass hinausgehende Ausdehnung der Luftsäcke, wenigstens für das Vorrücken der Lufträume von der Schulter zur Ellenbeuge<sup>1)</sup>.

---

coracoid.) über das Coracoid-Mittelstück gegen den Pectoralis, dem stärkern Zurückweichen des Coraco-brach. brev. aus diesem Niveau nach der andern Seite, zuletzt sogar in der relativen Verminderung der Dicke des Pectoralmuskels gegenüber den vorstehenden Flächen der Furcula (mit der Membrana furc. corac.) und der Sternalcriste und einem relativen Zurückweichen seiner Ansatzfläche gegen die freien Ränder dieser Theile hin (Sula, Mycteria seneg.).

<sup>1)</sup> Erst das Abrücken der Haut von der untern Peripherie des Humerus ermöglichte bei den meisten von mir untersuchten Thieren mit Ellbogenlufträumen eine solche ungewöhnliche Ausdehnung. Dasselbe war durch das Ab- und nach unten rücken des Triceps vom Humerusmittelstück bedingt. Von einer Aspiration des Luftsackes aus der Ferne durch die Bewegungen im Ellbogengelenk kann natürlich nicht die Rede sein. Sobald aber der Luftsack einmal in den Bereich der mit diesen Bewegungen einhergehenden Gewebsspannungen gelangt ist, erscheint ein rascheres Weiterwachsen desselben unter der Begünstigung der Bewegung sehr erklärlich.

Wo der Luftsack an den ulnaren Rand des Flügelskeletes, unter die Federcolumnen und zwischen dieselben gelangen kann, rückt das volare Blatt der Haut, bis jetzt eng den Federcolumnen anliegend und in die Intercolumnarspatia eingestülpt, von seiner Unterlage ab und es bilden sich umfängliche

Wo schon die blosse Gleichstellung des von innen auf die Haut wirkenden Luftdruckes mit dem äussern die Abhebung der Haut durch deren Eigenspannung und durch Muskelkräfte möglich macht, muss naturgemäss ein Uebergewicht des von innen wirkenden Luftdruckes den gleichen Vorgang ungemein begünstigen (Propulsion des Luftsackes durch intrareceptaculäre Drucksteigerung).

Eine Vermehrung des intrareceptaculären Luftdruckes ist nur vorübergehend möglich und erscheint für die Pneumatisirung der Muskulatur, des Knochens, ja selbst für die gewöhnliche Ausdehnung der Luftsäcke unter die Haut der Achsel und der Halsbasis völlig bedeutungslos, wohl auch in den meisten Fällen für das Weiterdringen in die Ellen- und Kniebeuge; da genügen die oben erwähnten Einflüsse der Wachstums- und Bewegungsaspiration zur Erklärung. Dagegen mag dieser Einfluss bei grosser Ausdehnung der subcutanen Lufträume durch Wachstums- und Bewegungsaspiration für eine noch bedeutendere Ausdehnung der Luftsäcke ins Gewicht fallen. Die Möglichkeit einer Drucksteigerung des Luftsackinhaltes ist durch die Schliessungsfähigkeit der Glottis und die Exspirationsmuskulatur wohl überall gegeben. Aber bei schon bestehender grosser Entwicklung der subcutanen Lufträume trägt eine allgemeine Druckvermehrung zunächst zur Ausweitung dieser selbst bei, die nur unvollständig durch festere Organe oder Muskellagen gefestigt sind. Kann nun auch durch Bewegung (der Extremitäten, des Halses etc.) die Haut genügend gespannt und resistent werden, so ist doch bei den entgegengesetzten Bewegungen in Folge der Erschlaffung der Haut und des grossen Umfanges der Räume eine prompte Entleerung nicht so leicht möglich und es werden mindestens ungünstig situierte Abschnitte derselben plötzlicher Compression und Drucksteigerung ausgesetzt sein, welche letztere nach der Peripherie

---

Räume. — Ich verspare aber die genauere Darlegung dieser Verhältnisse auf später.

Ein ähnlich durch Bewegungseinfluss periodisch gesteigertes Wachstum des Luftsackes findet statt, wo derselbe, sei es nun durch das Innere des Femur, sei es aussen an demselben, bis in die Kniebeuge gelangt ist u. a. o. m.

Bei *Mycteria senegalensis* und *Cathartes aura* am Femur, bei ersterer auch am Humerus gelangt der Luftsack von der proximalen zur distalen Gelenkverbindung nur durch das Innere des Knochens und zum Theil erst spät, zu einer Zeit, wo der Vogel seine definitive Grösse schon annähernd erreicht hat.

hin, die Abhebung der Haut begünstigend, wirkt. Die grosse Ausdehnung der subcutanen Lufträume bei der Sula kann ich mir ohne Annahme einer solchen Mitwirkung des intrareceptaculären Druckes nicht recht erklären. Nicht nur ist bei derselben die Basis der Achselflughautfalte bis an die Aussenfläche des Knie's abgehoben, so dass sich die Haut frei von dem letzteren zur untern Peripherie des Abdomens, zum lat. Rande des *M. pectoralis* und *Lat. dorsi* und zur Mitte des *Brachium* spannt und ein immenser lateraler subcutaner Raum besteht, sondern eine Fortsetzung dieses Luftsackes dringt an die Dorsalseite der Schultermuskulatur und von da, hufeisenförmig die Schulter umgreifend, aussen an der obern Mittellinie, an *Furcula* und Rand des Brustbeinkammes vorbei, direct unter der Haut bis nahe an den After. Die Haut ist auch von dem Rande der *Crista sterni* so weit abgehoben, dass ein über 1 Cm. breites medianes membranöses Septum zwischen den Räumen beider Seiten besteht.

### Ausdehnung des Luftsackes durch Fettschwund.

In der Regel gelangt die Luftsackmembran nicht erst in Folge von Fettschwund in einen Wachstumsraum, sondern primär. Fett tritt als provisorische, später durch Luft ersetzte Ausfüllungsmasse namentlich da auf, wo die anatomischen Verhältnisse der Umgebung sichtlich einem rechtzeitigen Nachrücken des Luftsackes hinderlich waren<sup>1)</sup>.

Weder hier noch anderwärts, wo der Luftsack an die Stelle des Fettes tritt (z. B. in den Knochenhöhlen), lassen sich in der Nähe der Berührungsfläche beider makroskopisch Veränderungen des Fettgewebes entdecken<sup>2)</sup>. Auflösung des Fettes ist, so viel ich weiss, im Organismus nur möglich durch Oxydation desselben. Es ist nun aber kaum anzunehmen, dass die (allerdings ziemlich O-reiche) Luft der Luftsäcke auf das durch Epithel, Bindegewebslage und Zellmembranen von ihr getrennte Fett direct ein-

---

<sup>1)</sup> So z. B. am *M. subclavius* (SELENKA), wo derselbe vom *M. pectoralis* ab in den *Canalis triosseus* hineinrückt (*Subclavius-Raum*); bei *Rhea americ.* zwischen *Pericard* und *Sternum*, wo das Herz dem vordern aufgeworfenen Sternalrand, von welchem aus der Luftsack allein nachdringen kann, nahe anliegt; etc.

<sup>2)</sup> Jene Fläche ist bei einiger Ausdehnung leicht wellig; auffallend war mir der gleichmässige Schwund in der ganzen Breite, wie ihn eine über 1 Cm. breite Fettschicht zwischen *Pericard* und *Sternum* bei *Rhea am.* zeigte.



wirkt, wie etwa auf freies Fett: ebensowenig geschieht es durch local vermehrten O-Reichthum der Blutkörperchen, weil die Luftsackwand sehr arm an Gefässen ist. Auch an eine locale Begünstigung des Fettschwundes durch intra-receptaculären Druck oder durch Druckschwankungen ist nicht zu denken, weil diese Druckschwankungen sehr unbedeutend sind, während Fettschwund, so viel mir bekannt, nur durch bedeutenden Druck experimentell hervorgerufen wurde.

Es scheint mir viel richtiger, den Fettschwund auch hier auf allgemeine Stoffwechselverhältnisse zurückzuführen: Wenn am ganzen Körper das Fett schwindet, so bleibt es doch an denjenigen Stellen, wo es als Ausfüllungsmasse nothwendig ist (beim Menschen in der Orbita, am *Musc. buccinatorius*)<sup>1)</sup>. Es kann schwinden, seine Anbildung kann unterbleiben, wo der Luftsack Zutritt hat.

Das Eindringen des Luftsackes ins Innere der Knochen tritt erst zu einer Zeit auf, wo das Knochenmark den grössten Theil seiner Bedeutung für die Knochenbildung eingebüsst hat und der Hauptmasse nach aus Fett besteht; der Schwund desselben unterliegt den für den Fettschwund aufgestellten Gesichtspuncten. Eine feine Oeffnung der Corticalis genügt natürlich, um das Nachdringen der Luft zu ermöglichen<sup>2)</sup>. Zum Theil unterbleibt also wohl auch eine ausgedehnte Fettbildung und die regressiven Veränderungen des Knochenmarkes bieten schon früh ein durch das Hineindringen des Luftsackes modificirtes Bild.

### Luftsack und Knochen.

Ob bei der Pneumatisation der Vogelknochen neben Appositions- und Resorptionsvorgängen auch ein interstitielles Wachsthum von Bedeutung ist, konnte ich bis jetzt nicht entscheiden.

---

<sup>1)</sup> Ist diese Auffassung richtig, so muss es auch die consequente Schlussfolgerung sein: dass der Fettschwund bei einer bestimmten Grösse negativer Gewebsspannung nicht weiter fortschreiten kann. Diese Folgerung wäre wohl einer genauern Prüfung werth.

<sup>2)</sup> Von den zahlreichen pneumatischen Oeffnungen, welche man am macerirten Skelet sehr häufig in ein und derselben Corticalispartie nebeneinander findet, dienen während des Lebens gewöhnlich einzelne nicht dem Luftsack zum Durchtritt sondern werden von einer bindegewebigen Lage überspannt. Oft besitzen beinahe alle Oeffnungen einer Gegend derartige Membranae obturato-

Was ich vor der Hand betonen möchte, ist, dass die Entstehung der pneumatischen Oeffnungen und Höhlen im Knochen nicht als das Resultat einer activen Einwirkung des Luftsackes, durch besondere Zellthätigkeit seiner Wand oder durch die besondere, hohe Tension oder die chemische Beschaffenheit seines Inhaltes aufzufassen ist, sondern durch die gewöhnlichen, beim Knochenwachsthum thätigen Vorgänge zu Stande kömmt, so, dass die Veränderung in der Anordnung der Knochensubstanz der Veränderung der regulirenden mechanischen Einflüsse entspricht.

Ich habe die Skelete der Breslauer Sammlung auf die Pneumaticität der Rumpf- und Extremitätenknochen untersucht und kam zu dem Schlusse, dass die pneumatischen Oeffnungen durchwegs an ganz genau durch besondere statische Verhältnisse characterisirten Stellen sich finden. Fast ausnahmslos liegen sie an concaven Stellen der Knochenoberfläche: bei den langen Extremitäten- und Rippenknochen vorzugsweise an den ausgeschweiften Flächen zunächst dem Gelenkende; bei den Rippen oft auch an der innern Fläche; am Sternum an der obern, concaven Fläche und zwar da, wo die Concavität am grössten ist: einmal in der Mittellinie, sodann an der zum aufgeworfenen vordern und seitlichen Rand sich hinaufbiegenden Fläche; am Coracoid an der obern Seite des Sternalgelenkendes oder an der dem Canalis triosseus zugekehrten Fläche; an der Furcula in der concaven Fläche der löffelartigen Verbreiterung des scapularen Endes; ebenso an den Wirbeln, am Becken, den Handknochen, dem Os quadratum etc. Was aber bedeutsamer ist, als die Concavität der Flächen: es gehören alle diese Stellen der Corticalis zu den statisch unwichtigen<sup>1)</sup>. Die Concavität der Corticalis an sich ist schon eine Aeusserung des Uebergewichtes des Seitenschubes an den Randtheilen gegenüber seiner Wirkung auf die in der Mitte der Convexität gelegene Knochenpartie (ob er sich nun in Appositions- und Resorptionsvorgängen bemerklich mache, oder in Verbiegung und Verschiebung

---

riae und man hat zuweilen Mühe, die Communicationsoeffnung zu dem schon ausgedehnten pneumatischen Raum des Knocheninnern zu entdecken.

<sup>1)</sup> Diese einfache Beziehung wurde meines Wissens bis jetzt übersehen. SELENKA führt an, dass gewöhnlich die Luftöffnungen an verdeckten Flächen und in versteckten Vertiefungen zu suchen sind, „wie es gerade die Verbindung mit den häutigen Luftsäcken erheischte“ (in BRONNS Kl. u. Art., Aves. pag. 90).

der Knochenplättchen), also Ausdruck einer functionellen Differenzirung und Localisirung der Function vorab auf die Randtheile. Letztere sind im Wachsthum bevorzugt worden: dies lehrt die Entwicklungsgeschichte, da ja diese besonders ausgeschweiften Flächen sich erst allmählig ausbilden oder vermehrte Krümmung erhalten. Aber auch da, wo die Concavität der pneumatisirten Corticalis nicht besonders auffallend ist, lässt sich wohl ohne Ausnahme die geringere statische Bedeutung der betreffenden Stelle nachweisen, so z. B. für die zwischen den Rippengelenkflächen liegenden Abschnitte des lat. Sternalrandes, für das Sternalende des Coracoides u. s. w. Bezeichnend für diese Auffassung ist die Thatsache, dass an solchen Pneumatisationsbezirken von grösserer Ausdehnung, wo der Schwund der Corticalis an vielen Puncten sich findet, die übrigbleibenden Leisten, Brücken und Balken in ihrer Anordnung und Richtung der verminderten statischen Function, welche man der betreffenden Corticalispartie nach den Beziehungen zur Muskulatur u. s. w. noch zuschreiben kann und muss, auffallend entsprechen. Dies ist sehr schön gerade am Sternum zu beobachten. (Vulturiden, Cygnus, Corvus.)

Die pneumatischen Oeffnungen der Corticalis finden sich also nur an Partien von untergeordneter statischer (functioneller) Bedeutung. Die erwähnten Flächen sind ihrer Lage zum ganzen Skeletabschnitt und ihrer Gestalt nach meist derart, dass man an denselben nach KÖLLIKER schon an und für sich äussere Resorption für wahrscheinlich halten möchte<sup>1)</sup>, oder dass daselbst mindestens die periostale Apposition fehlen und der innere Markraum mehr und mehr in der von STEUDENER angegebenen Weise gegen die Oberfläche vorrücken konnte. (Resorptionsflächen und aplastische Flächen.)

Aplasticität, Resorption und Apposition, — auch das interstielle Wachsthum, wenn es in Betracht kommt —, sind in ihrem wechselseitigen Auftreten stets, auch beim Säugethierknochen, durch ein regulatorisches Moment beeinflusst, welches bewirkt, dass bei der Formveränderung des Knochens eine zweckentsprechende Architectur erhalten bleibt. STEUDENER erkennt dies auch vollkom-

---

<sup>1)</sup> Von der Lage dieser Flächen gäbe nichts eine bessere Vorstellung als die Hypothese, dass schon vorhandene Osteoklasten durch das Hinzutreten des Luftsackes zu Vermehrung und vermehrter Thätigkeit angeregt wurden.

men an<sup>1)</sup>. Man muss aber weiter zugeben, dass dieser regulatorische Einfluss der auf den Knochen wirkenden Zug- und Druckkräfte an jeder einzelnen Localität des Knochens mehr oder weniger wirken muss und also wohl durch Uebertragung der Druck-, Zug-, Spannungs- und Entspannungszustände auf die einzelnen Knochenplättchen und ihren periostalen Ueberzug zu Stande kommt.

Warum bleibt nun bei Säugethieren zwischen den Markhöhlen und dem äussern Periost stets noch, von circumscribten Verbindungen abgesehen, eine Knochenlamelle bestehen, warum auch beim Vogelknochen, bevor der Luftsack an denselben herangetreten ist?

Ich kann eine befriedigende Erklärung hierfür nur darin sehen, dass auch auf günstig situierte Partien der Corticalis mit geringer statischer Bedeutung immer noch mechanische Kräfte wirken, so lange festere Gewebe ihnen anliegen und nicht die fast ohne Widerstand verschiebliche Luft.

So lange Zellgewebe, Fett, Muskeln, Eingeweide u. s. w. dem Knochen anliegen, pflanzen sich durch diese Medien immer noch ganz erhebliche Zug- oder Druckkräfte auf die Knochenoberfläche fort (selbst auf die relativ günstig situirten Theile derselben, die ausgeschweiften Flächen zunächst den Gelenkenden). Diesen gegenüber fallen die Druckschwankungen des Luftsackcontentum namentlich auch wegen der gleichmässigen Wirkung auf jedes Theilchen der Wand vollständig ausser Betracht. Diese Seitenkräfte bleiben noch wirksam, wo die Hauptbalken auseinandergerückt sind; die ihnen entsprechenden oberflächlichen Plättchen bleiben daher als dünne Corticalislage zwischen jenen bestehen. Erst das Herantreten des Luftsackes gibt den Anstoss zum Schwunde auch dieser Theile.

Der Character der pneumatisirten Corticalis ist nun ein recht mannigfaltiger. Alles spricht dafür, dass der Pneumatisationsprocess durchaus nicht nach ein und demselben Schema sich abspielt.

1. In vielen Fällen, namentlich wo es sich um Corticallamellen mit undeutlichen und unwichtigen Balkenzügen handelt, bleibt die concave Fläche vollständig glatt, gleichmässig nivellirt, nur zeigt sie sich in einfacher oder in zahlreichen, runden oder ovalen Oeffnungen scharf durchbrochen und in unmittelbarer Nähe des Randes

<sup>1)</sup> F. STEUDENER. Beiträge zur Lehre von der Knochenentwicklung und dem Knochenwachstume. (Abhandlungen der naturforschenden Gesellschaft zu Halle. XIII. 3) pag. 230 u. a. a. O.



finden sich meist keine die Corticalisbrücken stützenden Balken oder Leisten. Hier scheint der innere Markraum einfach bis an die Oberfläche vorgedrungen zu sein. Wenn die von innen wenig mehr gestützte Corticallamelle zuletzt an zahlreichen Stellen Oeffnungen bekommt und trabeculär wird, so spricht das nicht ohne Weiteres für Dehiscenz, sondern auch eine Resorption vom Markraum aus wird zunächst in den grössern, senkrecht an die Oberfläche gehenden HAVERS'schen Canälen ansetzen, wenn die Corticalis noch irgendwie mechanische Function hat. Eine äussere Resorption oder eine Steigerung derselben ist hier nicht nothwendig anzunehmen. (So oft am Sternum, namentlich in der Mitte und am Seitenrand zwischen den Rippengelenken, ferner an den Rippen, oft am Sternalende des Coracoides etc.)

In vielen Fällen bleibt an der Stelle, wo der Knochen geschwunden ist, eine bindegewebige Lage zurück und diese Rarefactionen entstehen dabei oft so regelmässig, dass die Umwandlung der continuirlichen Schicht der Knochensubstanz in eine durchbrochene wie nach bestimmten physikalischen Gesetzen, als Dehiscenz in Folge von Rarefaction, entstanden zu sein scheint.

2. Nicht immer aber geht der Bildung der pneumatischen Oeffnungen eine ausgedehntere Verdünnung der Corticalis ohne besondere Niveauveränderungen der Aussenfläche voraus, sondern es erfolgt oft ein Zerfallen in dickere rundliche Balken. Die Isolirung erfolgt hier nicht einmal vorzugsweise von innen her, sondern mehr oder weniger allseitig, möglicherweise auch von aussen. Der Zusammenhang der Lücken mit einem grössern Innen- oder Markraum ist oft dabei gar nicht evident. Ich möchte nicht so verstanden werden, als ob ich glaubte, der Ersatz von Zwischengewebe durch den Luftsack bedinge einzig einen so bedeutenden Ausfall von Corticalis, wie er den Lücken zwischen den Balken entspricht. Das Herantreten des Luftsackes war durch Wachsthumverschiebungen zwischen Knochen und benachbarten Organen bedingt; es haben sich in Folge der gleichen Ursachen wohl auch die wichtigeren statischen Verhältnisse des Skeletabschnittes verändert und zwar handelt es sich meist um eine Verminderung der mechanischen Arbeit desselben und um eine schärfere Sonderung der einwirkenden Kräfte. — Diese besondern Wachsthumdifferenzen sind Schuld daran, dass überhaupt eine so weitgehende statische Differenzirung bei den Vögeln abweichend von den Säugethieren auftreten kann. Wo die Wachsthumverhältnisse derart sind, dass eine Sonderung der Corticalis in Balken zugleich mit dem Her-

antreten des Luftsackes oder nachdem dieser schon herangetreten war, vor sich geht, braucht es natürlich nicht nothwendig zum Bestehenbleiben oder der Bildung einer dünnen Corticalislage zwischen denselben zu kommen, sondern die Corticalis kann gleich in ihrer ganzen, vielleicht bedeutenden Dicke discontinuirlich werden und zwar nicht nur in der Flächenausdehnung sondern auch in der dritten Dimension.

3. Endlich kommt es vor, namentlich bei kleinen Vögeln, doch auch mitunter und an gewissen Localitäten bei grössern, dass die Pneumatisation sich auf eine Umänderung der Aussenfläche beschränkt, häufig von der Art, dass Leisten und netzartige, vielleicht stellenweise zu Brücken sich abschnürende Vorsprünge erhalten bleiben, zwischen denen die Oberfläche sich einsenkt. Aber auch hier lässt sich eine Uebereinstimmung in der Mächtigkeit und Anordnung dieser Leisten mit der besondern localen mechanischen Function der Knochenpartie nachweisen. Hier könnte es sich wohl um eine vermehrte äussere Resorption handeln. Dagegen folgt noch nicht a priori, dass die Steigerung der äussern Resorption die Folge eines trophischen Einflusses des Luftsackes sei. Der Ausfall kleiner Seitenkräfte kann auch hier die bessere Isolirung der Hauptbalken bewirkt haben <sup>1)</sup>.

Wie ersichtlich, wage ich vor der Hand, bevor die mikroskopische Untersuchung abgeschlossen ist, kein bestimmtes Urtheil über das Histologische des Prozesses auszusprechen.

Ein schwer wiegender Einwurf gegen die im vorigen aufgestellte Ansicht bezüglich des Schwundes der Corticalis scheint darin zu liegen, dass in einzelnen Fällen der Luftsack durch die ganze Länge eines Röhrenknochens hindurch bis zum distalen Gelenkende gelangt, und hier durch die Corticalis hinaus in die Gelenkbeuge tritt. Auch hier finden sich die Oeffnungen an auswärts concaven Flächen von geringerer statischer Bedeutung; aber die erste pneumatische Oeffnung mindestens entstand, ohne dass an der Aussenseite die Anlagerung eines Luftsackes die Elimination von Seitenkräften bewirkt hätte. (Die weitere Ausdehnung der Oeffnung und die Ent-

<sup>1)</sup> Eine areoläre Beschaffenheit der Oberfläche, wobei die vorragenden Stellen oft sich zuspitzen, findet sich oft am Sternum gegen die zum vorspringenden vordern und seitlichen Rand sich ausschweifende, stärker concave Partie der Oberfläche hin, namentlich bei kleinern Vögeln. Hier inseriren aber kleine bindegewebige Brücken und Fäden, welche beim Eindringen des Luftsackes zwischen Pericard und Sternum sich erhalten haben. Auf den ersten Blick erscheinen diese Flächen wie an zahlreichen Puncten angefressen.

stehung anderer liesse sich dann allerdings wieder durch letzteren Vorgang erklären.) In vollständig unzweifelhafter Weise konnte ich dieses Verhalten bei *Cathartes aura* und *Mycteria senegalensis* beobachten, wo die übrigen Lufträume mit denen der Kniebeuge nur durch die Räume am Hüftgelenk und die pneumatischen Höhlen des Femur communicirten<sup>1)</sup>.

Die distalen Oeffnungen im Femur können also entstehen, auch wenn der Luftsack nur von innen an die Corticalis gedungen ist, und ebenso verhält es sich mit den distalen Oeffnungen des Humerus und der Vorderarmknochen in einzelnen Fällen. — Nun findet man aber auch kleine Oeffnungen der Corticalis gerade in der Fossa poplitea femor. mitunter in Fällen, wo von Luftsack gar keine Rede ist, so z. B. interessanter Weise bei einer *Ciconia alba*. Auch NITZSCH sah solche Oeffnungen, über deren Natur er im Zweifel blieb<sup>2)</sup>.

Stets, auch wo es sich entschieden um pneumatische Oeffnungen handelt, sind dieselben klein, die grösste findet sich in der Regel in der fibularen Ecke der Nische, ziemlich versteckt. Das Skelet des von mir präparirten *Cathartes* steht mir leider nicht mehr zur Verfügung, aber bei den bloss auf ihre Knochenpneumaticität untersuchten Raptatores, die zum Theil viel ausgedehnter pneumatisch sind, als jener (*Vultur leucocephalus*, *V. cinereus* — *Sarcorrhampus Gryphus*), sind die Oeffnungen klein. — Eine *Ciconia argala*, deren Skelet ich vor mir habe, zeigt 3 kleine kaum über stecknadelkopfgrosse Lücken der Corticalis von Membranen überspannt; in der Membran des am meisten fibularwärts gelegenen findet sich eine ganz feine Oeffnung, durch welche die Luft, bei der proximalen Femuröffnung eingeblasen, ausströmt. — Eine nadelspitzgrosse Oeffnung genügt demnach, um den Luftsack aus dem Innern des Knochen in die Gelenkbeuge hinauszudringen zu lassen; solche circum-

<sup>1)</sup> In den meisten Fällen, in denen untere pneumatische Oeffnungen am Femur, Humerus und den Vorderarmknochen beobachtet worden sind, bestehen Luftwege längs der ganzen Aussenseite dieser Skeletabschnitte.

Bei der von mir untersuchten *Sula bassana* bestand eine directe äussere Communication zwischen den Räumen der Hüfte und des Knies, aber es fehlten distale pneumatische Oeffnungen am Femur; ebenso fehlten bei den zwei kleinern Pelicanen der Breslauer Sammlung die untern Femuröffnungen, obschon die tibia pneumatisch ist; am dritten Pelican sind solche Oeffnungen da, bei allen dreien fehlte aber die proximale Femuröffnung und auch beim dritten erschien der ganze Knochen wie apneumatisch.

<sup>2)</sup> NITZSCH. Osteographische Beiträge, pag. 62.



scripte Lücken der Corticalis können sich nun auch bei Säugethiere, oft in grosser Zahl, an den ausgeschweiften aplastischen — oder Resorptionsflächen bilden; an so versteckten und stark concaven Flächen der Gelenkenden muss ja auch die Wirkung der auf die Corticalis wirkenden Seitenkräfte verm. am geringsten sein. Daher halte ich die in Frage stehenden Befunde nicht für schwer ins Gewicht fallend<sup>1)</sup>.

Ich glaube nach dem makroskopischen Befunde also daran festhalten zu können, dass ein Discontinuirlichwerden der Corticalis in grösserer Ausdehnung in letzter Instanz von dem Fehlen oder Vorhandensein ganz bestimmter Bedingungen in dem mit diesem Vorgange gleichzeitigen resp. unmittelbar vorangegangenen Zeitraum der Ontogenese abhängen, dass diese Bedingungen aber nicht von den auch sonst das Knochenwachsthum beeinflussenden verschiedenen, sondern mechanischer Natur sind.

Damit ist nun aber nicht ausgeschlossen, dass vererbte Wachstumsverhältnisse des Knochens, z. B. eine Volumsvergrösserung desselben ohne entsprechende Massenzunahme überhaupt, oder das Auftreten einer solchen in einer bestimmten Zeit der Ontogenese die

<sup>1)</sup> Nachträglich war ich so glücklich, die *Mycteria senegal.*, deren Präparation ich begonnen hatte, im Breslauer anatom. Institut noch gut erhalten wiederzufinden. Trotz des beträchtlichen Umfanges der Kniebeugelufräume finden sich am untern Ende des Femur in der Fossa poplitea nur zwei kleine Oeffnungen, kaum stecknadelkopfgross, zwischen den Femurursprüngen des oberflächlichen und des tiefen, langen Zehenbeugers. — Die ausgedehnten Räume der Schulter communiciren mit denen der Ellenbeuge nur durch die pneumatische Höhle des Humerus, und die Ellbogenlufräume mit denen am Handgelenk nur durch das Innere der Vorderarmknochen (Radius). Es sind mehrere distale Oeffnungen des Humerus vorhanden, darunter eine grösser als alle diejenigen, welche ich bisher an dieser Stelle beobachtet habe. Sie liegen dicht am Ursprung des *M. brachialis internus* näher dem Ellbogengelenk. Die Oeffnungen am distalen Ende des Radius sind klein. — Der Humerus ist sehr voluminös gegenüber demjenigen der grossen Natatores, ja sogar den Raptatores gegenüber sehr dick; in der Ellenbeuge sind wegen der Breite des Humerus die Verhältnisse für eine Bewegungsaspiration sehr günstig. Die Haut musste, bevor der Luftsack nachgedrungen war bei der Streckung des Flügels mit bedeutender Kraft gezerzt werden; noch jetzt ist dies bei künstlicher Streckung an den Stellen der Fall, wo noch nicht der Luftsack statt ihrer sich hineingestülpt hat. — Ein Fortsatz der Achsellufräume geht medianwärts am Biceps bis an die Mitte des Humerus und an dessen untere Peripherie, aber gerade noch, ohne diese zu überschreiten. Der Triceps liegt wegen der Breite des Humerus dessen medianer Fläche nahe an. — An den zwei mittlern Vierteln des Vorderarmes fehlt ein Interosseal-Luftraum, an den drei proximalen Vierteln auch ein Raum hinter der Ulna an den Federcolumnen.



Entstehung der pneumatischen Oeffnungen und Höhlen habe begünstigen oder überhaupt allein die Möglichkeit für ihre Bildung, nachdem der Luftsack herangetreten war, habe geben können. Ich werde weiter unten noch ausdrücklicher darauf hinweisen und einige Erwägungen geben, welche dafür sprechen, dass die auffallende Grösse der Interstitien im Allgemeinen (vorab zwischen der Muskulatur), sowie der grosse Umfang des Skelets gegenüber dem Gewicht und auch gegenüber der Muskulatur, — dass diese Verhältnisse, wenn sie auch ontogenetisch selbstständig sich ausbilden, doch wesentlich im Zusammenhang mit dem Luftsackapparat entstanden sind und zwar in der Phylogenese. Vielleicht lässt sich auch in dem Bau der Knochen und in der Anordnung der Muskulatur local eine solche Anpassung an die Möglichkeit der Pneumatisation nachweisen.

Wollte man aber die Abhängigkeit der Bildung von pneumatischen Oeffnungen zu mechanischen, spät in der Ontogenese auftretenden Bedingungen gänzlich läugnen und nur auf Vererbung zurückführen, — dann müsste das Auftreten der pneumatischen Oeffnungen an ganz typische, morphologisch gleichwerthige Stellen gebunden sein: es wäre die grosse Variation in Lage, Form, Zahl u. s. w. räthselhaft, noch mehr aber der Umstand, dass an den Grenzen des Luftsackgebietes niemals pneumatische Oeffnungen (d. h. solche, welche an der betreffenden Stelle sonst in Folge der Luftsackanlage entstehen) getroffen werden, während der Luftsack noch nicht an dieselben herangedrungen ist.

### Pneumatisation des Muskelgewebes.

Im Anschluss an die Besprechung des Verhaltens der Luftsäcke zum Fett und Knochengewebe will ich kurz der interessanten Thatsache Erwähnung thun, dass auch die Muskeln pneumatisch werden können. Ich habe dabei nicht die Luftraumbildung durch Auseinanderrücken oder relative Verkleinerung von Muskeleinheiten im Auge, von der noch weiter unter dem Namen Pneumatisation der Muskulatur die Rede sein wird, sondern das Eindringen des Luftsackes zwischen die Faserbündel des gleichen Muskels. Ich fand den Ursprung des Pectoralmuskels am Brustbeinkamm bei *Mycteria senegalensis* in diesem Sinne pneumatisirt (Fig. 1 Taf. XI). Bei den grossen guten Fliegern bleibt die Entwicklung des *M. subclavius* und *M. pectoralis* gegenüber derjenigen der *Crista sterni* zurück; die centrale Fläche

des Pectoralmuskels rückt dabei vom Subclavius ab und der Luftsack dringt auf dem Fusse nach. Bei Mycteria nun waren die Ursprünge der innersten Faserlagen auf eine Strecke sehnig geworden und an drei oder vier Stellen auseinander gewichen. Bei der weiter fortschreitenden relativen Verdünnung des Muskelursprunges drang der Luftsack durch diese feinen Lücken nach, während die innerste Faserlage ihre Ursprungslinie mehr oder weniger beibehielt; zunächst derselben entstanden zwischen den an der Crista entspringenden Muskelbündeln unregelmässige Luftgänge, welche in grosser Ausdehnung zusammenhingen. Auch der Furcularursprung des Pectoralis war in dieser Weise pneumatisirt, desgleichen der M. subclavius an der Basis des vordern Endes der Crista sterni und an der vordern Seite des sternalen Coracoidabschnittes. Die Höhlen waren überall glatt von einer dünnen Membran ausgekleidet.

## B. Phylogenetische Beziehungen.

CAMPANA<sup>1)</sup> kommt in seiner in vielen Hinsichten ausgezeichneten Monographie zu dem Schluss, es sei die Verschiedenheit zwischen dem Respirationsapparat der Vögel und demjenigen der Säugethiere functionell und morphologisch eine so eminente, dass niemals eine zoologische Art habe existiren können, deren Respirationsapparat in seinem Bau eine Zwischenform gebildet habe zwischen demjenigen der Vögel und dem der Säugethiere<sup>2)</sup>. Er entnimmt diesem Schluss einen ersten Hauptbeweis gegen die Richtigkeit der Theorie von der gemeinsamen Abstammung der verschiedenen Wirbelthierklassen.

Nun treffen wir aber bei den Säugern, Amphibien und Reptilien Verhältnisse des Respirationsapparates, welche in mancher Beziehung an diejenigen der Vögel erinnern und die Zurückführung auf eine gemeinsame Stammform möglich erscheinen lassen. Dies genauer zu verfolgen soll der Gegenstand einer eingehenden morphologischen

<sup>1)</sup> CAMPANA. Recherches d'Anatomie, de Physiologie et d'Organogénie pour la détermination des Lois de la Genèse et de l'Evolution des Espèces animales. I. Mémoire. Physiologie de la Respiration chez les oiseaux. Anatomie de l'appareil pneumatique pulmonaire, des faux diaphragmes, des séreuses et de l'intestin chez le poulet. Paris. Masson. 1875.

<sup>2)</sup> Préface analytique V.

Untersuchung sein. Vor der Hand habe ich mich aber darauf beschränkt, die Entwicklung der Luftsäcke bei den Vögeln selbst zu verfolgen.

Die folgende Darstellung macht nicht Anspruch auf Vollständigkeit; sie will vorzugsweise einige bis jetzt kaum berücksichtigte Punkte in der Frage nach der Zweckmässigkeit der Luftsackeinrichtung und den Gründen ihrer Vererbung hervorheben.

## 1. Bedeutung der Luftsäcke für die Respiration.

Dass die Luftsäcke und zwar gerade die zuerst entstandenen und allen Vögeln zukommenden Rumpfluftsäcke für die Respiration von der höchsten Bedeutung, ja integrirende Bestandtheile des Athmungsapparates sind, unterliegt keinem Zweifel. Schon BORELLI und HUNTER, später CUVIER<sup>1)</sup>, JACQUEMIN<sup>2)</sup>, PRECHTL<sup>3)</sup> u. a. haben mehr oder weniger ausdrücklich auf Verschiedenheiten des Baues und der Function der Lunge, des Zwerchfells etc. bei Vögeln und Säugethieren aufmerksam gemacht. Die erste gründliche Arbeit über die Respirationsorgane der Vögel ist aber diejenige von SAPPEY<sup>4)</sup>, welche wohlthuend namentlich von den unfänglichen Darstellungen seiner Vorgänger JACQUEMIN und NATALIS GUILLOT<sup>4)</sup> absticht. SAPPEY wies nach, dass bei der Respiration der Vögel die Ventilation we-

<sup>1)</sup> CUVIER. (Leçons d'anat. comp. 2 Ed. Tom. 7. pag. 207) spricht dem Zwerchfell der Vögel eine irgendwie beträchtliche Wirkung für die Erweiterung der Lunge ab.

<sup>2)</sup> JACQUEMIN. I. Mémoire. Acta Nova (XIX, 2) 1842.

<sup>3)</sup> PRECHTL (Untersuchungen über den Flug der Vögel. Wien 1846) macht vollständig mit Recht auf die geringe Ausdehnungsfähigkeit und fixirte Lage der Vogellungen aufmerksam und schreibt den Luftsäcken der Brust die Function zu, die Luft aus den Bronchien durch die Lunge durch in sich zu aspiriren und auf dem umgekehrten Wege zu expiriren. — PRECHTL hat die mechanischen Verhältnisse der Flugbewegung genau analysirt und formulirt. Ueber die Pneumaticität der Muskulatur und des Knochens und die Bedeutung der Luftsäcke hat er dagegen zum Theil recht abenteuerliche Ansichten.

<sup>4)</sup> SAPPEY. Recherches sur l'appareil respiratoire des oiseaux. Paris 1847. — Für die gütige Uebermittlung dieses Werkes spreche ich meinem verehrten Lehrer Hrn. Prof. KÖLLIKER meinen Dank aus.

<sup>5)</sup> NATALIS GUILLOT. Mémoire sur l'appareil de la respiration dans les oiseaux. (Ann. d. Sc. nat. 3. ser. T. V.) 1846.

Ich muss dem Urtheile CAMPANA's bezüglich der allzugrossen Unzuverlässigkeit dieses Autors vollkommen beistimmen entgegen SELENKA in SIEB. u. KÖLL. XVI. pag. 182).

sentlich durch Erweiterung und Verengung der Luftsäcke zu Stande kömmt, der parenchymatöse Theil des Athmungsapparates dagegen, die sogenannte Lunge, nur geringe Volumsschwankungen zeigt, — dass ferner der Gasaustausch zwischen Blut und Luft, die »Haematose«, einzig im parenchymatösen Abschnitt vor sich geht (letzteres entgegen CUVIER). Die Ventilation wird nun nach S. wesentlich von den mittlern (diaphragmat.) Luftsäcken besorgt; es wird ihr Volum auf circa das 8fache des Lungenvolums angeschlagen und gefolgert, dass trotz des anscheinend geringen Volums der eigentlichen Lunge eine sehr energische Haematose möglich ist. S. vergleicht treffend die mittlern Luftsäcke mit einer Saugpumpe und die Lungen mit einem vascularisirten Schwamm, der in die Bahn des Luftstromes eingeschoben ist<sup>1)</sup>.

CAMPANA's Respirationstheorie ist nur eine Erweiterung und Modification derjenigen von SAPPEY. CAMPANA nimmt auch eine Mitwirkung der übrigen Luftsäcke, insbesondere der vordern für die Luftventilation an. Während die mittleren Luftsäcke erweitert werden (Inspiration), werden die vordern durch Muskelkräfte verengt. C. nimmt daher statt einer Pumpe zwei antagonistisch wirkende an, welche einen ununterbrochenen Luftstrom in abwechselnder Richtung durch die Lunge durchpressen und -saugen.

Unbestritten ist das Verdienst C.'s hinsichtlich der klaren und genauen Darstellung des Baues der Lunge und der Anordnung der Bronchien beim Huhn<sup>2)</sup>. Ferner hat er zuerst den Einfluss der Flugaction auf die Respiration hervorgehoben und die von BERT angestellten darauf bezüglichen Versuche verworthen<sup>3)</sup>.

---

<sup>1)</sup> Eine genaue Kritik der übrigen von S. den Luftbehältern zugeschriebenen Functionen (usages) kann hier nicht gegeben werden. — Auffallend ist die irrthümliche Ansicht S. bezüglich eines zweiten Diaphragmas (Diaphragma thoraco-abdominale); er hat sich verleiten lassen, eine bräunliche Faserlage für gewöhnliche willkürliche Muskulatur aufzufassen. CAMPANA hat kurz erwähnt, dass die Lage nur aus elast. Fasern besteht. Dies ist wirklich der Fall; ich habe dasselbe bei den ersten untersuchten Thieren (Tauben, Hühnern) schon 1874 gefunden, später auch bei der Rhea constatirt. — Die Grenzen der Pneumaticität an den Extremitäten sind von SAPPEY zu eng gezogen und die Angabe, dass die Knochenpneumaticität nicht über den Humerus und Femur hinausgehe (SAPPEY, GEGENBAUR, HUXLEY), bedarf in sofern der Berichtigung, als sie nur für die mittleren Grade von Pneumaticität gilt. — Nichtsdestoweniger bleibt der Arbeit von SAPPEY ihre fundamentale Bedeutung.

<sup>2)</sup> Auch das Vorhandensein von 4 getrennten Peritonealhöhlen am erwachsenen Huhn kann ich bestätigen.

<sup>3)</sup> G. BERT hat gefunden, dass beim Fluge synchronisch mit dem Flügel-



CAMPANA hat ferner beim Huhn einen extrapulmonalen Communicationscanal zwischen dem untern (ventralen) der beiden vordern Luftsäcke und den beiden vordern der vier mittlern Luftsäcke entdeckt und ihm namentlich für die Respiration beim Flug grosse Bedeutung für den Ausgleich des Luftdruckes zugeschrieben<sup>1)</sup>. Die antagonistische Wirkung der von C. aufgestellten zwei Luftsackgruppen (in- und expiratorische), die Function des Communicationscanales und einige andere Punkte seiner Respirationstheorie bedürfen nach meiner Ansicht noch eingehender Prüfung. Jedenfalls hat CAMPANA ungerechtfertigt das vom Huhn Abstrahirte einfach auf andere Vögel übertragen und auch für die Respiration beim Fluge, sogar beim Höhenfluge verwerthet. Ich werde auf alle diese Verhältnisse bei der Darstellung der Rumpfluftsäcke noch zurückkommen.

Die grosse Bedeutung der Luftsäcke für die Respiration muss aber nicht nur für den fertigen Vogelorganismus, sondern auch für die ersten Stadien der Luftsackentwicklung in der Phylogenese zugegeben werden. Ich greife dabei bis auf diejenige Entwicklungsstufe zurück, wo durch die intrapulmonale, fibromusculäre Faserlage eine schärfere Scheidung des parenchymatösen Abschnittes des Respirationsapparates vom nicht besonders vascularisirten, membranösen gegeben war<sup>2)</sup>. Jede Ausdehnung des membranösen Abschnittes des Respirationstractes, so lange derselbe unter dem Einfluss in- und expiratorischer Kräfte blieb, musste hier die Ventilationsgrösse vermehren, die Regeneration des desoxydirten Blutes erleichtern und damit die Stoffwechselgrösse und die allgemeine Leistungsfähigkeit des Organismus erhöhen. Welches auch die Variation war, welche eine solche Ausweitung be-

niederschlag ein Expirationsstoss an den Nasenöffnungen, zugleich mit der Flügelheberhebung ein Inspirationschwankung erfolgt. Die daraus von C. gezogene Schlussfolgerung, dass die Respirationsbewegung (also die respir. Bewegung des Thorax) mit dem Flügelschlage synchronisch werde, erscheint mir trotzdem nicht gerechtfertigt. Dagegen können Volumsschwankungen der Axillarräume beim Fluge sehr wohl auf die Luftventilation zwischen Trachea, Hauptbronchus und den am Lungenhilus liegenden Luftsackabschnitten einwirken und als In- und Expirationsstösse durch Verschiebung der Luftsäule in der Trachea sich geltend machen.

<sup>1)</sup> Ich habe diesen Communicationscanal schon 1874 bei *Larus* und *Sula* gefunden und in der Folge jeweilen danach gesucht.

<sup>2)</sup> Leider steht mir das Original von OWEN über den *Apteryx* nicht zur Verfügung, so dass ich nicht entscheiden kann, ob das „Zwerchfell“ dieses Vogels wirklich demjenigen der übrigen Vögel oder nicht vielleicht dem Diaphragma thoracico-abdominale von SAPPEY entspricht.

wirkte, — ein grösserer Umfang, oder eine vermehrte Excursion des Thorax, oder eine relative Verkleinerung des Darmtraktes etc.: — der günstige Einfluss auf die Respiration erklärt genügend das Erhaltenbleiben derselben durch Vererbung<sup>1)</sup>.

Das Hinausgelangen der Luftsäcke an die hauptsächlich locomotorische Extremität sodann ergab den Vortheil, dass die locomotorische Arbeit direct, oder automatisch, wie CAMPANA sich ausdrückt, die Ventilationsgrösse steigern konnte.

Sehr fraglich ist aber, ob eine noch weiter nach der Peripherie fortschreitende Luftsackausdehnung immer noch fortfuhr, für die Respiration von wesentlichem Nutzen zu sein, weil hier die Druckausgleichung nicht mehr ausschliesslich nach den Rumpfluftsäcken hin, sondern auch durch Verschiebung der Haut stattfindet, weil die Wirkung auf die erstern sogar erschwert und verlangsamt wird und weil mitunter die verschiedenen Muskeleinflüsse bei complicirten räumlichen Verhältnissen sich z. Th. gegenseitig aufheben. Aus ähnlichen Gründen kann das Hinausdringen des Luftsackes zu der Hüftmuskulatur nur da auf die Respiration von nennenswerthem Einflusse sein, wo die Communication mit den Lungen von starren Organen umgeben ist. Aus dem centralen Theil der Abdominalsäcke versorgte Hüftgelenkräume beeinflussen durch ihre Verengerung und Erweiterung die Lungenventilation kaum (Druckausgleichung schon in den Abdominalsäcken) und einzig des Nutzens für die Respiration wegen würde sich die vererbte Bildung dieser Wachstums- und Lufträume zwischen den Muskeln der Hüfte bei den Natatores, Grallatores, Raptatores nicht erklären lassen<sup>2)</sup>.

---

<sup>1)</sup> Neben der Zweckmässigkeit einer Variation kommt gewiss auch die Häufigkeit derselben unter den gleichzeitig lebenden Individuen desselben Stammes, also auch die Leichtigkeit, mit welcher bei gewissen vorhandenen phylogenetischen Stadien ganz bestimmte Variationen zu Stande kommen, in Betracht. — Es wäre nicht unmöglich, dass z. B. Variationen mit relativ längeren Rippen oder weiterem Thorax leichter zu Stande kommen, wo die dabei auftretende Ausfüllungsmasse Luft ist, statt festere Organe oder Ausfüllungsmedien (Ausfall centripetaler Spannkkräfte).

<sup>2)</sup> Interessanter Weise sind die Hüftgelenkräume bei Rhea am. nicht Fortsetzungen der centralen Abschnitte der Abdominalsäcke, sondern der suprarenalen, welche starre Wände haben und hier als die directe Fortsetzung des Hauptbronchus erscheinen, während die an die Därme sich lagernden centralen Abschnitte mehr wie seitliche Divertikel sich verhalten.

Auch die Knochenpneumaticität steht mit der Respiration in keiner Beziehung. Die Luftsackwand zeichnet sich überhaupt durch Gefässarmuth aus und so verhält es sich auch im Knochen. Bei der Entstehung der ersten Knochenluflthöhlen und bei unvollständig pneumatisirten Knochen findet man zwar noch dünne parietale Marklagen mit ziemlich engem Capillarnetz, bei guter Pneumatisation aber erscheinen die Knochenflächen weiss und nur von einer äusserst dünnen Membran überzogen. Zudem ist die Luft in den Knochenhöhlen nur ausnahmsweise ventilirt.

Eine Unterstützung der Bluterneuerung durch die Luftsackwand wäre ein directer Vorthail der Flächenausdehnung derselben. Ebenso nähme der Nutzen für die Ausscheidung von Wasserdampf proportional der Fläche zu. Der erstere Nutzen kommt nun entschieden nicht in Betracht; der letztere mag von Bedeutung sein (CAMPANA pag. 348). In ziemlich directem Zusammenhang mit der Ausdehnung der Luftsäcke steht auch eine Bedeutung derselben für die Wärmeregulirung und — mit Einschränkung, wie wir gesehen haben — eine solche für das mechanische Moment der Athmung, d. h. für die Ventilation.

Wenn man aber von den Rumpfluftsäcken und etwa den Räumen der Schulter, ausnahmsweise auch von denjenigen am Hüftgelenk (Cursorès?) absieht, so kommen als directer Vorthail der weiteren Ausdehnung der Lufträume von den erwähnten vier Functionen höchstens die zweite und dritte in Betracht und es erscheint dieser Vorthail offenbar nicht genügend, um die Permanenz der Wachstumserscheinungen, welche einer derartigen Weiterentwicklung des Luftsackes zu Grunde liegen, zu erklären. Die zu Grunde liegenden Variationen der den Luftsack umgebenden Organe werden daher wohl noch in anderer Weise von Vorthail gewesen sein, als durch Vergrösserung der Function der Luftsackwand und es ist der Nutzen der Interstitienbildung in Weichtheilen und Knochen an sich zu prüfen, wobei der Luftsack nur bezüglich seiner Bedeutung als Ausfüllungsmasse ins Auge zu fassen ist.

### Pneumatisation der Muskulatur.

1. Der Ersatz intermuskulären Zellgewebes und Fettes durch Luftsackeinstülpung vermehrt die Leistungsfähigkeit der Muskulatur unzweifelhaft: es geht weniger Kraft in innerer Arbeit verloren.

Man könnte nun vermuthen, dass dieser Kraftgewinn als Kraftersparniss auftrete und am einzelnen Individuum zur Verminderung der Muskulatur und dadurch zur Vergrösserung der Interstitien führe. Diese Auffassung erscheint mir aber nicht ganz korrekt.

Theoretische Gründe und viele Thatsachen sprechen dafür, dass die Muskulatur jeweilen da wächst, dass die Zelltheilung da befördert wird, wo die günstigere Action möglich ist, dagegen eine Umwandlung und Reduction der contractilen Substanz da eintritt, wo der Erregungszustand statt in Bewegung in innere Arbeit sich umzusetzen gezwungen ist.

Eine Verminderung der Muskelsubstanz bei gleichbleibender Leistung für die Bewegung des Innen- oder Aussenskeletes würde allerdings eine Ersparniss im Stoffumsatz mit sich bringen, welche vielleicht als ein kleines Plus dem Stoffumsatz und der Anbildung im Gesamtmkörper zu Gute käme. Ein Gleichbleiben der localen Muskelmenge wird eine raschere und ausdauerndere Action des betreffenden Abschnittes des Bewegungsapparates zur Folge haben. Am besten ausgenützt aber wird der Kraftgewinn, wenn zugleich eine Variation in der Grössenentwicklung des bewegten Hebels nach der Seite der grösseren Bewegungsleistung hin gegeben ist.

In den Fällen, in denen diese günstigste Variation nebenher geht, besteht also der Vortheil der im Zusammenhang mit dem Hineindringen des Luftsackes stattfindenden Interstitienbildung in einem Gewinn an Grösse des Bewegungshebels und an Bewegungsleistung ohne entsprechende Vermehrung der Muskulatur und der übrigen Organsysteme.

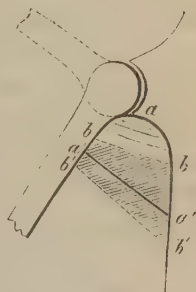
Bei gleichbleibenden sonstigen Verhältnissen ist das Resultat scheinbar dasselbe, als ob ohne Vermehrung der Bewegungsleistung eine Reduction der Muskulatur eingetreten wäre; der Vorgang ist aber ein anderer; die Verminderung der Muskelmenge ist nur relativ, sie ist am wachsenden Körper vor sich gegangen, Hand in Hand mit Vermehrung der Bewegungsleistung. — Die relative Vergrösserung des Bewegungshebels ist hierbei natürlich nicht die Folge des Ersatzes von festerer intramusculärer Zellmasse durch Luft, sondern nur die günstigste der mit einhergehenden Variationen.

2) Eine Vermehrung der Leistung kann aber noch auf etwas andere Weise zu Stande kommen, als durch den Ausfall der kurz als »Reibung« zu bezeichnenden innern Arbeit, nämlich durch eine



Verschiebung der Muskeleinheiten nach der Seite der günstigeren Wirkung hin.

Angenommen, die theoretisch günstigste Lage eines in einer Gelenkbeuge gelegenen Muskels wäre  $bb'b'$ , so dass zwischen ihm und dem Gelenk der Zwischenraum  $baa$  bleibt, und es könne dieser Raum nur mit Zellgewebe oder Fett ausgefüllt sein, so wird eine solche Ausfüllungsmasse für die Streckbewegung zum wichtigen Hinderniss werden. Deshalb ist die theoretisch beste Anordnung  $bb'b'$  hier nicht in praxi die beste, sondern diejenige ist günstiger, bei welcher der Raum  $baa$  ebenfalls durch contractile und bei der Relaxation dehnbarere Substanz, durch Muskulatur ausgefüllt ist. Statt  $bb'b'$  wird die Anordnung  $aa'a'$  gewählt. Diese erfordert natürlich mehr Muskelsubstanz als  $bb'b'$  im theoretischen Fall, wegen der ungünstigeren Zugrichtung. Ist nun umgekehrt die Möglichkeit der Ausfüllung des Raumes  $baa$  durch ein vollständig verschiebliches Medium, durch Luft gegeben, so kann die Variation eines Abrückens der Muskulatur vom Gelenk mit Vortheil auftreten. — Auch hierdurch ist also ein Gewinn an Muskelkraft gegeben, der wieder am besten in der erörterten Weise verwerthet werden kann<sup>1</sup>. Ein schönes Beispiel für die Lufräumbildung zwischen Muskulatur und Gelenk findet sich an der Hüfte. — Auch diese Veränderung der Muskulatur hat nicht das Herantreten des Luftsackes zur Ursache, sondern ist eine Variation, welche durch die Möglichkeit, dass der Luftsack in den Raum  $abab$  nachdrang, zu einer günstigen gemacht wurde und sich erhielt.



Gerade auch an der Schulter sind die Verhältnisse derart, dass eine Ausfüllung der Interstitien mit Zellgewebe oder Fett statt mit Luft nicht nur eine Verstärkung der einzelnen Muskeln nöthig machen müsste, sondern bei gleicher Anordnung der Muskulatur wie

<sup>1</sup> Statt durch primäre Verschiebung der Muskulatur kann ein stärkeres Wachsthum der beiden in Frage kommenden Skeletabschnitte, ein stärkeres Auswachsen der Gelenkkörper, oder ein Auswachsen der Muskelfortsätze u. s. w. zur Erreichung der günstigsten Wirkung mit Abhebung des Muskels vom Gelenk führen. Hierbei spielt wohl eine vermehrte äussere Resorption eine Rolle, aber auch diese braucht nicht durchaus als directe Folge des Herantretens des Luftsackes, sondern nur als begleitende Variation im Knochenwachsthum aufgefasst zu werden.

am pneumatischen Thiere für die Muskelaaction direct ein Hemniss wäre. Das starke Vortreten der einzelnen Muskelleisten und Fortsätze des Humeruskopfes bewirkt nämlich bei der allseitigen Bewegung, namentlich auch der Rotation des letzteren sehr grosse Volumsveränderungen der intermuskulären Räume. Man ist daher wohl berechtigt, die Ausbildung der topographischen Verhältnisse dieser Gegend als wesentlich durch das Vorhandensein der Luftsackanlage beeinflusst anzusehen. Das Herantreten oder Nichtherantreten des Luftsackes war für die Zweckmässigkeit der Muskelanordnung entscheidend. Der Luftsack hatte nichts zu thun mit dem Variiren der Lagebeziehungen an sich, war aber wichtig für deren Vererbung.

Immer existirt natürlich für eine bestimmte Muskelmenge ein Maximum von Flügelfläche, das nicht ohne Nachtheil für die Leistung oder die Festigkeit des Organes überschritten werden kann. Dieses Maximum wird nun also erhöht durch Pneumatisation der Muskulatur (verminderte Reibung, günstigere Zugrichtung).

Es ist eine verbreitete aber nichts destoweniger irrige Auffassung, dass für die Flugbewegung die Leichtigkeit des Apparates das Hauptpostulat sei; viel wesentlicher ist die flächenartige Vergrösserung der Locomotionshebel.

An der Vergrösserung des Bewegungshebels sind allerdings Haut und Gefieder wesentlich betheiligt, aber auch das knöcherne Gerüst des Flügels und die den Hauptflugmuskeln zum Ansatz dienenden Skeletabschnitte. Aus den vorliegenden Messungen können wir schliessen, dass im Vergleich mit den Säugethieren das Gewicht des Skeletes zu demjenigen der Muskulatur bei den Vögeln mindestens kein bedeutend geringeres ist. Das Volum des Skeletes aber erscheint gegenüber demjenigen der Muskulatur in vielen Fällen wegen des lockerern Gefüges bedeutender, oder die Länge oder Flächenausdehnung einzelner Skeletabschnitte wegen der geringen Dicke des Knochens grösser<sup>1)</sup>.

Ein locales Uebergewicht des Knochenwachsthums über dasjenige der Muskulatur geht je nach Umständen mit oder ohne Interstitienbildung vor sich.

---

<sup>1)</sup> Die Muskelmasse ist im Verhältniss zur Skeletmasse bei den von CUSTOR (Inauguraldissertation Bern 1873) untersuchten Vogelarten nur wenig stärker entwickelt, als bei den von ihm gemessenen Säugern, und bedeutend geringer als bei den übrigen Wirbelthierklassen. (Man könnte allerdings einwenden, dass

Wo eine einfache Muskellage besteht (z. B. Intercostalmuskeln) würde natürlich eine relative Verminderung der Muskelfasern nur als Verdünnung der Lage oder vermehrte Einlagerung von Bindegewebsfasern sich äussern. Muskeln, welche den Extremitätenknochen annähernd parallel verlaufen, erfahren entweder eine Verlängerung der Sehne und relative Verkürzung des Muskelbauches, wie dies bei der Entwicklung der Säuger leicht zu beobachten ist, oder der Muskelbauch verschmälert sich relativ; in entstehende Niveaudifferenzen lagert sich die Haut oder Bindegewebe ein. — Je complicirter aber die Muskelanordnung ist, je mehr Differenzen in Ansatz und Richtung nebeneinander liegender Muskeleinheiten vorhanden sind, desto leichter kommt es bei relativer Verminderung der Muskelmasse zur Bildung von Interstitien.

Eine günstige Gegend ist diejenige der Schulter für die Entstehung von Interstitien. Die Zugrichtungen der Hauptflugmuskeln sind trotz grosser Variationen in den gegenseitigen Grössenverhältnissen der einzelnen Flügelabschnitte im Allgemeinen dieselben und bei grösserer Ausdehnung der Flügelfläche findet sich zugleich eine bedeutendere Entwicklung des Schultergürtels; insbesondere wachsen die Muskelleisten (diejenigen am Humeruskopf, die Crista sterni, die Furcula mit der Membr. furculo-coracoidea, welche zusammen ebenfalls als Muskelleiste aufgefasst werden können) jede in ihrer besondern Richtung aus; zugleich zeigt auch der proximale Gelenkkörper ein stärkeres Vorwachsen. Die Muskulatur dagegen nimmt nicht in geometrisch ähnlichem Verhältnisse zu, behält aber

die Reduction der Stammmuskulatur bei den Vögeln an dieser Erscheinung Antheil habe.)

Es verhält sich nach CUSTOR das

Gewicht der Muskulatur zu demjenigen  
des Innenskeletes :

bei den Fischen	wie 6,25 : 1	} aus Tab. pag. 23 etc. berechnet.
- - Amphibien	= 3,83 : 1	
- - Reptilien	= 2,93 : 1	
- - Vögeln	= 2,68 : 1	
- - Säugern	= 2,19 : 1	

Diese Zahlen sind natürlich, weil auf wenig Messungen basirt, nicht streng zu verwerthen. Die zu Grunde liegenden Vogelarten sind, so viel ich gesehen habe, solche mit relativ stark entwickelter Muskulatur, Larus etwa (und Gallinago?) ausgenommen. Bei den grossen Fliegern, namentlich den Raptatores, ist sehr wahrscheinlich das Gewicht des Skeletes trotz der Pneumaticität gegenüber der Muskulatur noch bedeutender.

die günstigste Zugrichtung und rückt also mit den Rändern der Muskelleisten vom Gelenk und dessen nächster Umgebung ab. Es bilden sich grosse Lufträume.

Ich habe zur Illustration dieser Interstitienbildung durch relative Verminderung der Muskulatur gegenüber der Ausdehnung des Knochengerüstes die Schultergegend der *Mycteria senegalensis* und diejenige von *Buteo vulgaris* nebeneinander abgebildet: statt des Sattelstorches hätte ich auch einen Vulturiden, eine *Sula* nehmen können, statt des Mäusebussard eine Krähe, Taube, einen *Cacadu*, ein Huhn, eine Ente sogar, oder irgend einen kleinen Flieger (Taf. XI Fig. 2 u. 3). Bei Vergleichung der beiden Abbildungen bemerkt man eine grosse Differenz in der relativen Ausdehnung der Interstitien und dies führt mich auf einen interessanten Punkt.

Bei der Präparation zahlreicher Vogelspecies ist mir nämlich aufgefallen, dass die Menge der Flugmuskulatur bei den kleinen Fliegern relativ bedeutend grösser ist, als bei grossen, vorausgesetzt, dass es sich beiderseits um ein ausgebildetes Flugvermögen handelt. Im Vergleich zur Muskelmasse ist bei den erstern die Flügelfläche kleiner und das Skelet des Flügels weniger umfänglich. An der Schultermuskulatur macht sich der Unterschied namentlich geltend. Da hier und dort der Luftsack in dieselbe frühzeitig eindringt, so sollte man doch annehmen dürfen, dass auch bei kleinern Fliegern in der Regel das Maximum der möglichen Ersparniss von Muskelsubstanz und der Pneumaticität für die Gegend erreicht würde. Der Vortheil der Muskelpneumatisation allein erklärt also diese Differenz nicht. Dagegen liegt es in den mechanischen Bedingungen der Flugbewegung, dass mit Zunahme der Flügelfläche im Quadrat die Muskulatur nicht im Cubus zuzunehmen braucht, sondern weniger schnell, um eine gleiche mittlere Flugleistung also z. B. die Erhaltung des Körpers auf gleicher Höhe) zu erzielen. Ich werde weiter unten hierauf zurückkommen.

### Interstitienbildung am Knochen (Pneumaticität s. str.).

Dass die Pneumaticität auch der von der Lunge aus versorgten Knochen ohne Beziehung zur Respiration steht, habe ich schon oben kurz auseinandergesetzt; ich stehe damit in Widerspruch mit der zuletzt von SELENKA (Art. Aves. pag. 41, 89), früher schon von



HUNTER, VROLIK u. a. vertretenen Ansicht, an der GUILLOT Zweifel hegte und die von SAPPEY entschieden bekämpft wurde.

Die allgemein verbreitete Annahme, dass die Pneumaticität zur Erleichterung des Vogelskeletes diene, resp. wegen des Nutzens einer solchen Verminderung des Körpergewichtes sich vererbt und erhalten habe, wurde meines Wissens eigentlich nur von CAMPANA entschieden bestritten. Der gute Beobachter NITZSCH hat allerdings schon darauf aufmerksam gemacht, dass die Pneumaticität nicht mit der Grösse des Flugvermögens proportional sei <sup>1)</sup>.

CAMPANA aber stellt auch die erhebliche Erleichterung des Vogelkörpers durch die Pneumatisirung des Skeletes in Abrede. Wenn die gewöhnliche Annahme so formulirt werden kann, dass ein bestimmter Vogel durch die Pneumatisirung seines Skeletes eine Verminderung seines Körpergewichtes um  $\frac{1}{x}$  erfahren hat, so versuchte CAMPANA die Grösse von  $\frac{1}{x}$  zu berechnen und fand, dass dieselbe auffallend klein sei. C. rechnete nämlich aus, welche Gewichtsvermehrung das Skelet und der ganze Körper des Huhnes erfahren würde, wenn die pneumatischen Kno-

<sup>1)</sup> NITZSCH. Osteographische Beiträge pag. 12:

„Je weniger Volum und Stärke ein namhafter Knochen im Vergleich der übrigen zu haben pflegt, desto unbeständiger ist seine Lufthöhle: . . . . Ich begnüge mich, nur obenhin zu bemerken, dass die Pneumaticität des Skelets zwar auf das Flugvermögen der Vögel Bezug zu haben scheint, selbige aber weder mit den Graden der Ausbildung des Flugvermögens allein in bestimmtem und geradem Verhältniss steht, noch auch überhaupt eine wesentliche Bedingung dieses Vermögens ist, indem sehr geschickte Flieger, wie die Schwalben und Sternern, nur wenige, oder, wie die letztern, fast gar keine Knochenlufthöhle haben, und die jungen Vögel, noch ehe ihre pneumatischen Beinhöhlen da sind, fliegen lernen. — Ohne alle Beinhöhlen . . . fliegen ja auch die Chiroptern unter den Säugethieren, oft so vollkommen und behende, dass sie in dieser Hinsicht keinem Vogel etwas nachgeben. So wie dies kleine Säugethiere sind, so findet man auch bei den kleinen Vögeln das Bedürfniss der Knochenhöhlen zum vollkommenen Flug geringer. Nimmt aber mit dem Flugvermögen zugleich die Grösse des Körpers zu, oder sind grosse Vögel gewandte und anhaltende Flieger, so werden auch wohl mehr Knochenhöhlen nöthig und da sein. Die gar nicht und schlecht fliegenden haben gemeinlich wenige und kleine Lufthöhlen, aber doch ist der umgekehrte Fall z. B. bei dem ziemlich unbehende fliegenden Wiedehopf und sogar bei dem nur laufenden Strauss. Es scheint daher, dass, abgesehen von den eigentlichen Respirations-Erscheinungen und Zwecken, sich über den Nutzen der Beinhöhlen in den Vögeln nichts weiter mit Sicherheit überhaupt sagen liesse, als, dass sie das Verhältniss der Schwere der Knochen zu ihrem äussern Volum mindern, und die Verringerung des Gewichtes ohne Verminderung des äussern nöthigen Umfangs oder die Zunahme des letztern ohne Zunahme der Schwere möglich machen.“

chen statt mit Luft mit Mark (Fett) vollständig erfüllt wären und schloss daraus, dass durch die Pneumatisation der Humerus  $\frac{1}{3}$ , das gesammte Skelet nicht ganz  $\frac{1}{5}$ , der ganze Körper circa  $\frac{7}{1000}$  ihres Gewichtes verloren haben. Wenn nun auch CAMPANA nach dieser Methode bei stark pneumatischen Thieren, z. B. einem Pelican eine ungleich höhere Verhältnisszahl erhalten würde, so muss andererseits zugegeben werden, dass für viele mittelgrosse und die meisten kleinen Flieger die Grösse von  $\frac{1}{x}$  den von ihm gefundenen Werth mindestens nicht übersteigen wird. CAMPANA bemerkt ausserdem, dass der procentische Antheil des Skeletes am Gesamtgewicht bei den Vögeln gar nicht besonders klein, ja sogar bei manchen guten Fliegern, so bei der im Verhältniss zu ihrer Grösse am besten fliegenden Schwalbe ein auffallend bedeutender ist.

Diese Thatsachen zusammengehalten mit den von NITZSCH richtig gekennzeichneten Verhältnissen der Knochenpneumaticität nöthigen zu der Annahme, dass, wenn die Erleichterung des Körpers überhaupt von Vortheil für den Flug ist, dasselbe mindestens nicht überall in gleichem Maasse von der Knochenpneumatisation gilt, ja dass letztere bei kleinen Fliegern im Allgemeinen factisch nicht von Vortheil ist. Denn wenn man annehmen kann, dass die Luftsäcke mit den anatomischen Verhältnissen variiren, so müsste man doch bei einigen der zahlreichen kleinen Flieger aus den verschiedenen Vögelgruppen den möglichst hohen Grad von Pneumaticität erwarten, da ja die Anlage der Luftsäcke und die Unselbstständigkeit ihrer Weiterentwicklung überall so ziemlich dieselbe ist. Weil ersteres sich nicht so verhält, folgt, dass die anatomischen Bedingungen für die relativ geringe Ausbildung der Knochen- (und Muskel-)pneumaticität bei kleinen Fliegern allgemeiner Natur sind.

Die Fälle aber, wo trotz nicht bestehendem oder verloren gegangenem Flugvermögen Pneumaticität des Skeletes vorhanden ist, oder fortbesteht, nöthigen zu der Annahme, dass dieselbe auch noch aus andern, vielleicht allgemeiner gültigen Gründen existenzberechtigt ist, als einzig durch die Beziehung zum Flugvermögen. Etwas Eigenartiges, nur fliegenden Thieren oder nur der Klasse der Vögel Zukommendes liegt in der Einrichtung der Knochenpneumaticität überhaupt nicht. Pneumatisation tritt auch bei Säugethieren an einzelnen Stellen auf, wo die Möglichkeit der Einstülpung eines von einer

Schleimhaut (die hinsichtlich ihrer Function und Structur eine Reduction erfahren kann) umkleideten Luftraumes gegeben ist. Beispiele dafür geben die Stirnhöhlen, die Höhle des Proc. mastoideus, die Sinus sphenoidales und ethmoidales<sup>1)</sup>. Eine gewichtige Beziehung zur Locomotion lässt sich hier nicht finden.

Offenbar ist bei einer Volumsvermehrung der Knochen ohne geometrisch ähnlich gesteigerte mechanische Function der Vergrößerung der Oberfläche, vielleicht oberflächlich wirkender Kräfte halber, das Wesentliche: eine Ersparniss an Material. Eine derartige Oekonomie wird gewiss nicht erst durch ihre Beziehung zur Locomotion vorthellhaft. Ob erstere nun durch vermehrte Knochenresorption, oder vermindertes locales Wachsthum, oder durch Expansion erreicht worden ist, jedenfalls war hier dasselbe regulatorische Moment thätig, welches überall in der Entwicklung des lamellären Knochens für die möglichste Entfernung des an irgend einer Stelle unnöthig gewordenen Materiales sorgt, und es ist wohl anzunehmen, dass die Art und Weise, in welcher diese nützliche Ersparniss an Material zu Stande kömmt, eine der Grundeigenthümlichkeiten des lamellären Knochengewebes bildet, die schon sehr früh sich vererbt. Diese Ersparniss ist bekanntlich am bedeutendsten, wo es sich wesentlich nur um eine bedeutende Oberflächenvergrößerung handelt; dies lässt sich auch am Vogelskelet an jeder Stelle nachweisen.

Schon die Ausfüllung der im Knochen entstehenden Interstitionen durch Fett ermöglichte also das Auftreten einer voluminösern Knochenform ohne entsprechende Vermehrung der Knochenmasse. Wahrscheinlich aber erhöhte der Ersatz des Fettes mit Luft das Maass, in welchem dieses mit Vortheil geschehen konnte. Jede

<sup>1)</sup> KÖLLIKER. Entwicklungsgeschichte. 1861 pag. 334:

»Im dritten Monat fehlen noch alle Nebenhöhlen (des Nasenraumes) wie die Stirnhöhlen, das Antrum Highmori, die Sinus sphenoidales und ethmoidales. Die Bildung derselben fällt in eine viel spätere Zeit und geschieht dadurch, dass, während an den betreffenden Knochen durch Resorption Lücken und Höhlen entstehen, die Schleimhaut des Labyrinthes Aussackungen bildet, die immer genau den Knochen folgen.«

Die Sinus ethmoidales und das Antrum Highmori sind nach K. zur Zeit der Geburt schon gut ausgeprägt, die Sinus frontales erst nach derselben. Ihre volle Ausbildung erlangen die Sinus frontales, sphenoidales und das Antrum Highmori erst mit der Vollendung des Wachsthums.

pag. 323: »Die Cellulae mastoideae, die analog den Zellen des Geruchsorganes entstehen, sind bei der Geburt noch kaum angedeutet und bilden sich erst zur Pubertätszeit vollkommen aus.«

kleine Erschütterung der Knochenbalken am pneumatischen Knochen, jede kleine Verbiegung der Plättchen findet nothwendigerweise am Ausfüllungsmedium einen Widerstand, welcher eine gewisse Festigkeit des innern Gefüges immer noch nothwendig macht, oder aber es steht die geringere Verschieblichkeit des Mediums den Wachsthumsvorgängen, vorab dem Auseinanderücken der Knochenplättchen selbst etwas hindernd entgegen. — Wäre dem so, dann würde durch das Eindringen der Luft in den Knochen jenes Auseinanderrücken der Knochenplättchen, oder die Möglichkeit der Elimination von Knochensubstanz (Resorption, direct gesteigert in ähnlicher Weise, wie ich es schon bezüglich der Corticalis plausibel zu machen versuchte. — Ich habe aber bei der Erklärung der Fälle, wo von innen her der Luftsack durch die Corticalis hinausdringt, mit Absicht nicht auf diese noch genauer Prüfung bedürftige Hypothese recurrirt. Ersatz des Fettes durch Luft ergibt auch noch eine Vermehrung der Elasticität des Knochens, was in vielen Fällen von Vorthail sein mag.

Sicher erscheint der Vorthail der Ausfüllung von Knocheninterstitien mit Luft statt fetthaltigem Mark erheblich klarer, wo es sich um Locomotion handelt: aber auch hier ist es nicht ausschliesslich das Flugvermögen, welchem die relative Erleichterung des Skelets Nutzen bringt. Das näherliegende ist eine Verminderung der Eigenschwere eines beweglichen Skeletabschnittes oder vielleicht richtiger gesagt: die Vermehrung seines Volums und seiner mechanischen Leistung ohne entsprechende Vermehrung seiner Masse und der zu seiner Bewegung nöthigen Muskulatur. Grössere Interstitienbildung im Innern des Knochens und an der Corticalis ist hier der Ausdruck derselben Veränderung, wie die Vermehrung der Zwischenräume zwischen den ihn bewegenden Muskeln, nämlich einer bevorzugten Volumsvergrösserung des Bewegungshebels (des Knochens), welche durch die Möglichkeit der Pneumatisation vortheilhaft gemacht worden ist. Eine solche locale Correlation macht eine grosse Anzahl von Erscheinungen viel verständlicher, als die Beziehung zum Flugvermögen, wenn letztere auch meist nicht geläugnet werden kann. (Pneumatisation des sehr beweglichen Kopfes, der Unterkiefer, Halswirbel etc.<sup>1)</sup>.)

Es braucht wohl kaum bemerkt zu werden, dass die grössere

<sup>1)</sup> Vgl. NITZSCH, C. L. Ueber die Pneumaticität und einige andere Merkwürdigkeiten des Skelets der Kalaos. MECKEL'S Arch. 1826.



Volumsentwicklung des Skeletabschnittes eine primäre Variation ist, welche durchaus nicht in der Ontogenese streng an den Grad der Pneumaticität gebunden ist. Das definitive Volum kann früh annähernd erreicht werden, lange bevor die Pneumaticität auftritt <sup>1)</sup>.

Neben den erwähnten Vorthellen der Knochen-Pneumaticität kommt nun, wo es sich um Flieger handelt, ein solcher für das Flugvermögen entschieden im Allgemeinen in Betracht, aber in sehr verschiedenem Maasse. CAMPANA geht wohl mit der Längnung dieses Nutzens zu weit. Vor allem hat er die Verminderung der Eigenschwere des Flügels durch die Pneumatisirung nicht berücksichtigt. Wenn auch nur der Humerus um  $\frac{1}{3}$  leichter würde, so kommt diese Differenz für die Bewegung des Flügels in Betracht. Bei einer so anhaltenden Thätigkeit, wie dem Fluge, summiren sich auch kleine Differenzen zu erheblichen Grössen. Bei vielen Fliegern ist auch die Pneumaticität des Flügelskeletes bedeutend grösser als beim Huhn.

Jede Verminderung des Gesamtgewichtes muss ebenfalls die Flugarbeit vermindern und es ist, um mit CAMPANA zu rechnen, diese Verminderung bei gut pneumatischen Thieren ganz erheblich, schon allein am Skelet <sup>2)</sup>. Das Verhältniss muss zwar in etwas anderem Sinne aufgefasst werden, als es von CAMPANA geschieht, weil die Elimination des Knochenmarkes das Wesen des Pneumatisationsvorganges nicht ganz erschöpft. Immerhin darf man sagen, dass ein Fehlen der Knochenpneumaticität bei den besser pneumatisirten Fliegern eine grössere Fluganstrengung nöthig machen würde und ein grosser Nachtheil wäre. Es lässt sich auch erwarten, dass im Allgemeinen für die gegebenen anatomischen Verhältnisse das Pneumaticitätsmaximum im Verlauf der Ontogenese erreicht wird und der Einfluss, den die Pneumatisirung für die Erleichterung des Fluges mit sich bringt, in den Wachstumsverhältnissen des Körpers schon seinen Ausdruck gefunden hat.

<sup>1)</sup> NITZSCH. Osteographische Beiträge. pag. 13. 6.

<sup>2)</sup> Dass das Skelet der Vögel kaum  $\frac{1}{10}$  des Gesamtgewichtes ausmache (Gefieder eingerechnet), ist vielleicht gerade für grössere Flieger eine zu niedrige Annahme. Nimmt man aber  $\frac{1}{10}$  an, so ist bei guter Pneumatisation mindestens durchschnittlich von jedem Knochen durch Elimination des Markes das Gewicht um so viel vermindert, als beim Huhn am Humerus, nämlich  $\frac{1}{3}$ : es resultirt eine Gewichtsverminderung des Skeletes um  $\frac{1}{30}$  statt um  $\frac{1}{100}$ , wie C. für das Huhn berechnet hat.

Die Untersuchung der Knochenpneumaticität bei den verschiedenen Vogelspecies ergibt nun Folgendes:

Keinem Vogel mit dem Maximum oder einem sehr hohen Grad von Pneumaticität s. str. fehlt ein erhebliches Flugvermögen und eine erhebliche Grösse. Die Maxima finden sich bei den grossen Raub-, Schwimm- und Sumpfvögeln, bei den Buceroniden und bei den südamerikanischen Hühnerstelzen (*Chauna*, *Palamedea*). GIEBEL erwähnt bestimmt, dass die *Chauna* sehr gewandt fliegt; ebenso fliegt *Palamedea* recht gut, auch die Buceroniden, so viel ich weiss.

Die Struthionen, die nicht fliegen, besitzen recht ansehnliche Knochenhöhlen mindestens in Sternum, Rippen, Coracoid, Wirbelsäule, — grosse Räume am Hüftgelenk, später auch im Femur (letzteres mindestens bei *Struthio cam.* und *Casuarus*). Hier fällt der Einfluss der Pneumaticität auf das Flugvermögen dahin, ein solcher besteht aber für den Lauf im Sinne der Begünstigung. Respirationsapparat und Luftsäcke sind von dem Verhalten bei den Carinatae nicht sehr abweichend. Die Möglichkeit des Nachdringens der Luftsackwand in die sich bildenden Interstitien ist also gegeben. In den Lufräumen am Hüftgelenk und in den Knochen dieser Thiere sind nicht einfache Rudimente der bei den Stammeltern besser ausgebildeten Luftsäcke zu sehen; sie stehen vielmehr in genauester Correlation mit den localen anatomischen Verhältnissen, mit der Oberflächenvergrößerung des Sternum, namentlich seiner Gelenkränder, der stark locomotorischen Function der Hüfte u. s. w.<sup>1)</sup>.

Am meisten fällt bei der Vergleichung zahlreicher Vogelskelete der Gegensatz ins Auge, welcher im Allgemeinen zwischen kleinen und grossen Fliegern hinsichtlich der Pneumaticität herrscht und der soweit geht, dass sehr gut fliegende Arten wie die *Sterna* keine, andre wie die *Lariden* nur wenige Knochen des Skeletes pneumatisch haben. Ich habe schon oben behauptet, dass die Flugmuskulatur bei den kleinern Fliegern im Allgemeinen

---

<sup>1)</sup> Wegen der starken mechanischen Beanspruchung der Corticalis am Humerus und Femur entstehen bei den Vögeln überhaupt die ersten pneumatischen Oeffnungen dieser Knochen nur an ganz bestimmten typischen Stellen. Beim Strauss und Casuar liegt die Femuröffnung vom gewöhnlichen Verhalten abweichend an der Hinterseite des Schenkelhalses.

Dass der Humerus trotz erheblicher absoluter Grösse nicht pneumatisch ist, erklärt sich aus den vollständig abweichenden anatomischen Verhältnissen der Schulter.

relativ mächtiger sei als bei den grössern und dass die mechanischen Bedingungen des Fluges dies erklären. Letztere werfen auch auf die Pneumaticitätsverhältnisse der Knochen einiges Licht. Es ist hier der Ort, näher auf dieselben einzutreten. Leider muss ich mit elementären Ueberlegungen mich behelfen<sup>1)</sup>.

Damit ein Körper schwebend in der Luft erhalten werde, muss der Wirkung der Schwere auf diesen Körper (*P.g* in der Zeiteinheit) durch eine hebende Kraft das Gleichgewicht gehalten werden. Dies gilt also auch vom Vogelkörper für jeden Augenblick des Fluges. Da die Beschleunigung der Schwere eine constante Grösse ist, so muss die hebende Kraft dem Gewicht des Körpers proportional sein. Die Hebung geschieht wesentlich durch den Niederschlag des Flügels: indem der Luftwiderstand die Bewegung des Flügels hemmt, findet eine Reaction statt und ein Theil der auf den Flügel wirkenden Muskelkraft wird zur Hebung des Körpers verwendet. Ein anderer Theil geht

- 2) in Verschiebung der Lufttheilchen
- 3) in innerer Arbeit
- 4) in Bewegung des Eigengewichtes des Flügels verloren.

Endlich bewirkt, da der Niederschlag eines Theiles der Flügelfläche (der vordern Flughaut namentlich) nicht in der Richtung seiner normalen sondern in schräger Richtung erfolgt, eine Componente zur vertical nach oben gerichteten

- 5) eine Verschiebung des Vogelkörpers nach vorn.

Lassen wir die letztere Componente, welche nicht hauptsächlich einen jeden Augenblick in entgegengesetzter Richtung auf die Massentheilchen wirkende Beschleunigung zu überwinden hat, deren Wirkung sich daher, selbst wenn die einzelnen Momente klein sind, zu einer erheblichen Vorwärtsbewegung summiren kann, vorläufig ausser Acht und fassen die Bedingungen der Hebung ins Auge. Je grösser der Bruchtheil der angewandten Muskelkraft ist, welcher direct zur Hebung des Körpers verwendet wird, desto geringer ist die bei normalem Fluge (bei welchem die Geschwindigkeit nach vorn nicht absichtlich vermehrt ist) aufgewendete Arbeit, desto vollkommener ist also der Flügel gebaut. Wenn daher bei gleich grossen Fliegern die Flügel der einen ungünstig für die normale Flugaction gebaut sind, so ist eine vermehrte Muskelanstrengung

---

<sup>1)</sup> Werthvolle Aufschlüsse über manche Seite der Flugmechanik findet man in dem citirten Werke von PRECHTL.

und für die Dauer eine grössere Muskelmenge nothwendig. Die relative Entwicklung der Flugmuskulatur an sich gibt also noch keinen Maassstab für das Flugvermögen.

Es verhält sich der Widerstand, welchen eine Fläche bei einer Bewegung in der Richtung ihrer Normalen in einem flüssigen Medium erfährt, 1) wie die Ausdehnung der Fläche und 2) wie das Quadrat der Geschwindigkeit (ungenau).

Damit bei Abnahme der Grösse des Vogels<sup>1)</sup> die aus dem Niederschlage resultirende Hebungsarbeit immer noch zum horizontalen Fluge genügen soll, darf der Widerstand, den der Flügel bei der Bewegung erleidet, nur proportional dem Gewicht des Körpers abnehmen, wenn die Dauer dieses Widerstandes in der gleichen Zeit dieselbe ist.

a. Die Geschwindigkeit des Flügelniederschlages im Widerstandspunct nimmt nun bei gleicher Excursionsweite und gleicher Dauer eines Niederschlages proportional der Länge ab, die Flügelfläche wie das Quadrat der Länge: der Widerstand vermindert sich also bei diesen Bedingungen wie die vierte Potenz der Länge, also schneller als das Körpergewicht. — Damit die Flugaction genüge, muss die Bewegung des Flügels eine schnellere werden<sup>2)</sup>.

b. Angenommen aber, die Zeit einer Niederbewegung des Flügels nehme in gleichem Verhältniss wie die Länge des Flügels ab (bei gleichem Excursionswinkel, so ist in Folge davon die Geschwindigkeit im Widerstandspunct dieselbe geblieben. Auch der zurückgelegte Weg ist derselbe, wenn die Zahl der Flügelniederschläge in der Zeiteinheit in dem Verhältniss zunimmt, in welchem die Flügellänge kleiner geworden ist. Dann hat sich der ganze Widerstand nur vermindert, wie die Fläche des Flügels, ist also grösser als nothwendig ist.

c. Nimmt aber die Zeit des Flügelniederschlages ab, wie die Quadratwurzel der Länge des Flügels abnimmt, — dann nimmt der Widerstand hinsichtlich der einen Variablen, der Geschwindigkeit, ab im Verhältniss wie die Flügellänge selbst — und bei Mithberücksichtigung der verminderten Flügelfläche wie der Cubus der Längendimension, also wie das Körpergewicht. — Wenn aber die zur Grösse

---

<sup>1)</sup> Die wir uns vorläufig in allen Dimensionen gleichmässig eingetreten denken.

<sup>2)</sup> Voraussetzung ist, dass die Dauer des Niederschlages zu derjenigen der Flügelhebung stets im gleichen Verhältniss bleibe.



des Flügels und seiner Muskeln in demselben Verhältnisse bleiben- den Flügelescursionen und Muskelcontractionen verhältnissmässig schneller stattfinden, so müssen sie auch häufiger in der gleichen Zeit erfolgen, damit die gleich grosse Reaction auch während gleich langer Zeit hervorgerufen werde. Dieses Plus der Geschwindigkeit bewirkt dann, dass die zur Hebung des Körpers verwendete äussere Arbeit bei kleinen und grossen Fliegern relativ dieselbe ist und der Körpermasse proportional zu- oder abnimmt. Diejenige Arbeit aber, welche nöthig ist, um der Flügelmasse an sich, abgesehen von jedem Widerstande des umgebenden Mediums, die postulierte Bewegung zu geben, ist bei den kleineren Fliegern vermehrt; ihretwegen darf die Flugmuskulatur nicht im gleichen Verhältnisse wie die Masse des Flügels abnehmen.

Eine Verschiebung der Muskelansätze (d. Pectoralis) gegen das Schultergelenk hin ist von Vortheil, weil eine geringere Excursion der Muskelfasern nöthig ist, erfordert natürlich aber eine entsprechende Vermehrung derselben. PRECHTL behauptet, dass der Hebelarm des Brustmuskels im Verhältniss zur Entfernung des Widerstandpunctes bei den Schnellfliegern kleiner sei, als bei den Ruderfliegern. (PRECHTL l. c. pag. 222.)

Obige Voraussetzung, dass der Widerstand proportional zur Flügelfläche zu- und abnehme ist nun ungenau; er nimmt vielmehr in stärkerem Maasse zu, wegen des erschwerten Ausweichens der Lufttheilchen, welches um so mehr ins Gewicht fällt, als es sich um die Bewegung einer Fläche um eine in ihrem Rande liegende Axe handelt, und wegen der aspirirenden Wirkung der Dorsalfläche des Flügels. Dieser Umstand bedingt, dass bei den kleinen Vögeln eine noch bedeutendere Vermehrung der Geschwindigkeit des Flügelschlag- es nöthig ist Hand in Hand mit Vergrösserung des Pectoralis, resp. dass bei grossen Fliegern eine noch langsamere Flugaction mit weniger Muskulatur zur nöthigen Hebung genügend ist.

Folgende Momente kommen ausserdem noch in Betracht:

1) der Verlust von Kraft in innerer Arbeit wird durch die vermehrte Geschwindigkeit gesteigert, namentlich in den Gelenken, sodann durch die häufigere Hemmung und Wiedereinleitung schneller Bewegung der Flügelmasse etc.

Geringere Elasticität des Flügels und der Federn spielt sicher ebenfalls eine grosse Rolle für die möglichste Verwerthung der Kraft; es ist aber eine gewisse Grösse der elastischen Verschiebung und das Praedominiren einer bestimmten Verschiebungsrichtung, -- andererseits auch ein gewisses Zeitmaass zur nützlichen Umwandlung

der molecularen Verschiebung in lebendige Kraft nothwendig. Wer je mit langen und angemessen biegsamen Rudern einen Kahn durchs Wasser geschneilt hat, wird den Gewinn an lebendiger Kraft zu schätzen wissen, der sich aus der Länge des Ruders und dem langsamen Tempo der Action ergibt.

2) Bei den grossen Fliegern kommt meistens noch die Möglichkeit der ausgedehnten Muskel- und Knochenpneumatisation hinzu, wodurch das Maass, in welchem der Bewegungshebel, der Flügel mit seinem Knochengerüst im Verhältniss zur Muskulatur zunehmen kann, noch erhöht wird <sup>1)</sup>.

3) Noch mehr als diejenige des Pectoralmuskels steigert sich die Action der Flügelheber mit der Zunahme der Flügelschläge, meist ohne entsprechenden Vortheil für die Hebung des Vogelkörpers. Die auffallende Mächtigkeit der Muskeln, welche die Umrollung, Hebung und Entfaltung des Flügels bewirken (Biceps, Subclavius, Deltoidei, Triceps etc.), bei den kleinern Vögeln hat ein gutes Theil an der geringern Entwicklung der Muskelinterstitien an der Schulter. Es liesse sich nun weiter ausführen, dass die kleinern Flieger für verschiedene aussergewöhnliche Bewegungen, für ihre schnellen Wendungen u. s. w., meist im Anschluss an die Art ihres Nahrungserwerbes zu viel erheblicheren, vorübergehenden Arbeitsleistungen genöthigt sind und dass dem entsprechend auch die Muskulatur sich verhält.

Ferner ist überall da, wo der Flügel im Verhältniss zum Körpergewicht relativ verkürzt ist, eine vermehrte Kraftentwicklung beim Niederschlage und eine grössere Geschwindigkeit desselben mit schnellerer Wiederholung zum Fluge nothwendig, als anatomische Grundlage aber eine stärkere Entwicklung der Flugmuskeln (Gallinaei, Tetrao Urogallus, Anser, Anas). Wo der Niederschlag mit grösserer Kraft geschieht, damit der nöthige Widerstand erhalten werde, ist eine festere Beschaffenheit des Flügels und der Federn nothwendig. Ersteres ist auch, wie angedeutet, bei den kleinern Fliegern meist in grösserem oder geringerem Maasse der Fall.

---

<sup>1)</sup> Wenn aber die Grösse der Last, mit welcher Vögel auffliegen können, mit der Grösse der letztern relativ zunimmt, so dass z. B. der Adler nach den Berechnungen von PRECHTL das Doppelte seines Gewichtes, die Krähe die Hälfte des ihrigen, die Taube noch weniger zu tragen vermag, der Sperling aber an einer grossen Brodkrume genug zu thun hat, so beruht dies gewiss nicht auf dem Unterschied in der Pneumaticität vorzugsweise, sondern auf dem Vortheil der grössern Flügelfläche.

PRECHTL hat ganz richtig darauf aufmerksam gemacht, dass man zwei Flügelformen unterscheiden kann:

1) die Ruderflügel, bei den guten grossen Fliegern, im Verhältniss zum Körpergewicht etwas länger, zu langsamem Flügelschlage geeignet; die äussern Federn der Schwinge spreizen sich beim entfalteten Flügel auseinander etc. (Adler, Krähe ;

2) die Schnellflügel, für heftigern und schnellern Flügelschlag berechnet, aber mehr Muskelkraft erfordernd; die Schwungfedern sind hart und stark gebaut, mit schmalerer Fahne ohne Ausschnitte, so dass sie bei der Flügelstreckung nicht auseinanderspreizen etc. Die Anwendung der Schnellflügel findet nach ihm bei einer gewissen Grösse von selbst ihre Grenze und sie müssen bei einer gewissen Verminderung der Geschwindigkeit der Flügelschläge mehr oder weniger in Ruderflügel übergehen, um dem Zwecke der Vorwärtsbewegung zu genügen. Unter den guten Fliegern mittlerer Grösse besitzen nur wenige Schnellflügel (einige Falken, dann die Seeschwalben, Tauben), sonst aber mehr oder weniger alle kleinen Vögel bis herab zu den Kolibris.

Wenn nun wirklich die Flugarbeit der kleinern Vögel eine relativ grössere ist, so ist nicht abzusehen, warum gerade bei ihnen eine Verminderung des Körpergewichtes durch Pneumatisation an und für sich nicht von Vortheil sein sollte. Wir verstehen aber jetzt den Grund, warum sie es nicht ist.

1) Eine Vergrösserung der Flügelfläche ist bei kleinen Fliegern nicht von demselben Vortheil, wie bei den grossen, weil sie eine bedeutende Mehrarbeit für die Heber und Niederzieher des Flügels mit sich bringt. Eine Vermehrung der Muskelmenge und der Schnelligkeit und Energie des Flügelschlages ist hier von grösserem Vortheil. Die Flugmuskulatur ist im Verhältniss zu Sternum, Schultergürtel und Flügel mächtiger; das Skelet erleidet im Verhältniss viel mehr Bewegungseinflüsse: deshalb sind in Muskulatur und Knochen die Interstitien kleiner.

2) Auch abgesehen von der grössern Muskelmenge erfordert die relativ heftigere Flugaction eine grössere Festigkeit des Flügels. wegen der häufigeren Hemmung und Wiedereinleitung der Bewegung: es geht mehr Kraft in innerer Arbeit verloren; dem entsprechend muss der Bau der Knochen compakter bleiben.

3) Das Vordringen des Luftsackes wird durch die Massenzunahme der Schultermuskulatur erschwert.

Immerhin ist auch bei kleinern Fliegern die Pneumatisation nach Möglichkeit vorhanden, z. B. am Sternum. Man hat aber zu bedenken, dass die Markraumbildung an und für sich bei kleinerer Grösse desselben Knochens beschränkter ist. Der Unterschied in der mechanischen Leistungsfähigkeit zwischen soliden Knochen und gleich grossen hohlen nach dem Gesetze der hohlen Säulen ist viel grösser, sobald es sich um absolut kleine Knochen handelt. Die Isolirung von Balken und Plättchenzügen schädigt die Leistungsfähigkeit und ist nur in geringerem Grade möglich; dagegen findet man oft eine Ersparniss an Masse durch partielles Einsinken der Oberfläche und Zurückbleiben von Leisten, oder durch gleichmässige Verminderung des ganzen Volums bei solidem Bau.

Wie die Dickenzunahme des Humeruskopfes, das Vortreten seiner Leisten, die Zunahme der S förmigen Krümmung die Weite der Muskelinterstitien begünstigt, so ein expansives Wachsthum des Knochens im Querschnitt die Pneumatisation des Knochens.

Dass wir nun bei den grossen Fliegern das Maximum der Pneumaticität eher bei Palamedea, Chauna, Buceros und nicht beim Albatros finden, dass auch gleich gut fliegende und gleich grosse Arten sehr verschieden pneumatisch sein können, kann nicht verwundern und es sind die Bedingungen nicht ins Detail zu verfolgen.

Wenn ein Ausfall kleiner Seitenkräfte durch das Herantreten des Luftsackes erfolgt, so handelt es sich, wie wir einsehen gelernt haben, nicht blos um den Ersatz von Zellgewebe oder Fett durch Luft, — sondern um den Ausfall ganz erheblicher mechanischer Einflüsse, ein Abrücken von ganzen Muskeln von der Knochenoberfläche, der M. M. intertransversarii etc. von der Seitenfläche der Wirbel, des Herzens vom Sternum, um ein Auseinanderweichen der Ligament- und Muskelansätze etc.: alles ererbte Wachsthumverhältnisse, die bei den verschiedenen Arten verschieden ausgeprägt sind.

Eine relative Vermehrung der Flügelfläche kann nun auch wesentlich nur von Längenausdehnung der Skeletabschnitte und Muskelleisten begleitet sein, während die Dicke derselben weniger zunimmt (Sula, Diomedea exulans, Larus verhalten sich hierdurch hinsichtlich der Pneumatisation ihrer Flügelknochen gegenüber den grossen Grallatores, Raptatores, Cygnus, Pelecanus verschieden).

Ich will die Hauptresultate der gemachten Erwägungen über die Knochenpneumatisation kurz zusammenfassen.



1) Die Oeffnungen in der Corticalis finden sich nur an statisch unwichtigen Localitäten.

2) Der Pneumatisation liegt ein grösseres Auseinanderweichen der statischen Elemente der Corticalis — bei den Vögeln gegenüber den Säugethieren, — also eine weitergehende functionelle Differenzirung, sodann der Schwund des fetthaltigen Knochenmarkes und oft eine Vergrösserung der innern Markräume zu Grunde.

3) Diese Vorgänge am Knochen gehen wahrscheinlich unter den gewöhnlich das Knochenwachsthum modificirenden, regulatorischen Einflüssen vor sich und sind durch das Gesetz der Ersparniss unnothigen Materiales am lamellösen Knochen bedingt.

4) Wo im Vogelorganismus expansives Wachsthum des Knochens ohne geometrisch ähnliche Vermehrung der mechanischen Elemente von Vortheil und möglich ist (Oberflächenvergrösserung), erfolgt Pneumatisation, wenn der Luftsack Zutritt hat, ebensogut als bei den Säugethieren, nach diesem allgemeinen Gesetz des Knochenwachsthums. Daher ist die Pneumatisation nicht nothwendiger Weise der Flugbewegung halber vererbt, sondern kann durch dieses Gesetz allein oder durch ganz andre Vortheile existenzberechtigt sein.

5) Die Pneumaticität eines Skeletabschnittes kann local für die Locomotion von Vortheil und deshalb mit einer relativen Verminderung der localen Muskulatur oder einer ausdauernden Action oder einer Vergrösserung der momentanen Bewegungsleistung als günstiger Variation begleitet sein (Schnabel).

6) Bei den fliegenden Vögeln gibt jede Verminderung des Körpergewichtes neben dem localen Vortheil noch einen solchen für den Flug; derselbe darf nicht überschätzt werden in seiner Bedeutung für das Individuum.

7) Wo ein überwiegendes Wachsthum des Skelets von Vortheil ist für die Locomotion, kann der Vortheil der Verminderung des Gesamtgewichtes und des Eigengewichtes des Locomotionshebels in Erhöhung des Maasses überwiegenden Knochenwachsthums am besten ausgenutzt werden. Ebenso verhält es sich mit der Verwerthung des aus der Muskulaturpneumaticität resultirenden Vortheils.

8) Daher findet sich das grösste expansive Wachsthum zugleich mit Pneumatisirung bei grossen guten Fliegern. Als Ausdruck des erstern sind nicht nur die Lufräume in den Knochen, sondern auch diejenigen zwischen den Weichtheilen (zwischen den Muskeln, unter der Haut, anzufassen. — Bei kleinen Fliegern ist wegen der erhöhten Flugarbeit und der nothwendigen Vermehrung der

Flügelschläge und ihrer Heftigkeit ein überwiegendes Wachstum des Skeletes nicht in dem Maasse möglich; es ist mehr Muskulatur und grössere Festigkeit der Knochen nothwendig. Die Pneumatisation als Ausdruck des voluminöseren Knochenwachstums ist daher im Knochen und zwischen den Muskeln namentlich des Flugorganes sehr beschränkt oder gleich Null.

### Accessorische Verwendung des Luftsackapparates.

Ich kann dieses interessante Capitel nur kurz berühren. Die Beziehung der Luftsäcke zu der willkürlichen Körpermuskulatur hat dieselben in vielen Fällen zu ganz eigenartigen Leistungen nutzbar gemacht, so zur Stimmbildung, für die Aufblähung des Körpers im Affect etc.

Die Bedeutung für die Stimme ist schon frühe von vielen Autoren, namentlich auch von SAPPEY hervorgehoben worden.

Bezüglich der Fähigkeit, das Volum des Körpers durch stärkere Füllung der Luftsäcke mit Luft zu vermehren, fehlen genauere Untersuchungen. CAMPANA<sup>1)</sup> erwähnt eine Beobachtung von J. VERREAUX, nach welchem ein Pelican, jedesmal wenn er in Zorn gerieth, wunderbar sich aufblähte. Die Pelicane haben nun bekanntlich sehr stark entwickelte subcutane Luftsäcke und es ist sehr wahrscheinlich, das ihr Aufblähen durch Füllung dieser Räume mit Luft unter vermehrtem Druck zu Stande kömmt. Unter den Gallinacei sind viele Arten, wie bekannt, nicht nur durch das Sträuben ihrer Federn sondern durch wirkliche Volumszunahme des von der Haut umschlossenen Körpers in der Leidenschaft ausgezeichnet. Bis jetzt hatte ich nicht Gelegenheit, die anatomische Grundlage dieser Erscheinung zu untersuchen. — Bei Chauna (Palamedea chavaria [Chaja] Giebel) scheint dasselbe der Fall zu sein wie beim Pelican. »Die Indianer von Chartagena sollen,« wie CUVIER berichtet<sup>2)</sup>, »solche Thiere unter ihren Hühnern und Gänsen gezähmt halten, da sie sehr kühn und im Stande seien, sogar Raubvögel abzutreiben.« Durch die Fähigkeit, die subcutanen Luftsäcke aufzublähen, würde die Wirkung des Sträubens der Federn zur Vergrösserung der Körperoberfläche vor dem Kampf, in Zorn und Leidenschaft bedeutend unterstützt.

Breslau, im November 1876.

<sup>1)</sup> CAMPANA. l. c. pag. 344.

<sup>2)</sup> CUVIER. Règue animal. Uebersetzung von SCHINZ. pag. 796.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XI.

*P* = Pectoralmuskel. *Scl* = *M. subel.*; *C.br.lg* = *M. coraco-brachialis long.* (SELENKA). *T* = *Teres*. *L.d* = *Lat. dorsi*. *B* = *Biceps*. *Tr.lg* = langer, *Tr.br* = kurzer Kopf des *Triceps*. *C.st* = *M. coraco-sternalis*. *M.f.c* = *Membrana coracoideo-furcularis*.

Fig. 1. *Mycteria senegalensis*. Pneumatisation des Pectoralis-Ursprunges. *a,a,a* = Oeffnungen in der centralen Faserlage. Die Räume sind durch Spaltung des Pectoralis bis an wenige Theile der Wand eröffnet.

Fig. 2. *Buteo vulgaris*. *P* Ursprungsfläche des Pectoralmuskels. *P'* Schnittfläche senkrecht zur mittleren Zugrichtung. *P''* Profil des Muskels. *P'''* Linie in der er sich von der Unterlage abhebt. *L* Rest der Luftsackwand.

Fig. 3. *Mycteria senegalensis*. Pectoraltasche wie in Fig. 2 eröffnet. *S* = Septum in derselben, bis nahe an den freien Rand abgetragen. Die punctirte Linie liegt in der Fortsetzung der Schnittfläche *q* des *M. Pectoralis*. *p* = pneumatisirte Stellen des Pectoralisursprunges.

(Fig. 1 u. 3 sind bei andrer Beleuchtung gezeichnet als Fig. 2.)

---

# Zur Entwicklung des Medullarrohres und der Chorda dorsalis der Teleostier und der Petromyzonten.

Von

**Dr. E. Calberla,**

Assistent am anatomischen Institut zu Heidelberg.

---

Mit Tafel XII u. XIII.

Während die Entwicklung des Medullarrohres bei Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugethiere nach einem im Wesentlichen völlig gleichartigen Typus verläuft, hat sich nach mehrfachen Beobachtungen die Entwicklung dieses Organes bei den Fischen in abweichender Art herausgestellt. Für die erste Sonderung des Medullarrohres beständen demnach bei den Wirbelthieren zwei verschiedene Entwicklungsweisen.

Deshalb war es wichtig dass BALFOUR<sup>1)</sup> zeigte, wie bei Sela-  
chiern die Entwicklung des Medullarrohres in gleicher Weise wie bei den obengenannten höheren Vertebraten erfolge. Nach ihm entsteht, ähnlich wie bei den Vögeln etc., eine Medullarrinne, die sich zum Medullarrohr schliesst. Die einzige Differenz besteht darin, dass die die Rinne bildende Zellschicht sich erst mit deren Abschlusse zu einem Rohre in zwei Schichten (neural and epidermis layer) trennt, welcher Sonderungsvorgang, bei der Bildung des Medullarrohres der Vögel etc. lange vor dem Schlusse der Rinne, aber sonst in dersel-

---

<sup>1)</sup> BALFOUR. A Preliminary Account of the Development of the Elasmobranch Fishes. Quarterly Journal of Microscopical science. October 1874. pag. 339 — 340 und

BALFOUR. The Development of Elasmobranch Fishes. Journal of Anatomy and Physiology. April 1876. pag. 538 ff.



ben Weise stattfindet. HIS<sup>1</sup>, bestätigt neuerdings die Angaben BALFOUR's über die Bildung der Medullarrinne bei den Selachiern. Mit diesen Angaben befinden sich bis heute nicht in Uebereinstimmung die Mittheilungen jener Autoren, welche über die Bildung des gleichen Organes bei den Teleostiern Untersuchungen angestellt haben.

Was diese Angaben betrifft so werden dieselben in ältere und neuere auseinander zu halten sein, denn zu einer Zeit, da man sich noch mit verhältnissmässig unzureichenden Untersuchungsmethoden und Beobachtungsmitteln behelfen musste, wird eine endgültige und präcise Lösung der bezüglichen Fragen nicht zu erwarten sein. wenn auch alles was sich durch blosse äussere Betrachtung des Embryonalleibes oder seiner Anlage schliessen liess, von jenen älteren Autoren zum grössten Theil richtig beobachtet wurde. Der erste hier Anzuführende ist KARL ERNST VON BAER<sup>2</sup>. Seine Angaben lassen sich mit denen zweier anderer späterer Forscher, KARL VOGT<sup>3</sup> und LEREBoullet<sup>4</sup>, die nur in untergeordneten Puncten von seinen Ansichten abweichen, zusammenfassen.

Alle drei Autoren beschreiben die Bildung einer Medullarfurche und deren Tieferwerden als eine Folge des sich Erhebens der beiderseits der Furche liegenden Rückenwülste. Mit dem schmaler und höher werden der Rückenwülste wird die Medullarrinne fast zu einem Rohre geschlossen.

BAER lässt nun ein zartes Häutchen, die noch offene Rinne überziehen; unter dem Häutchen sollen dann die Ränder der Rückenwülste verschmelzen und so die Medullarrinne zu einem Rohre geschlossen werden. VOGT schliesst sich direct an die v. BAER'schen Angaben an. Er gibt nur etwas ausführlichere Bemerkungen über die Bildung des die Medullarrinne überziehenden Häutchens und die Epithelauskleidung des Medullarrohres. LEREBoullet endlich bringt

<sup>1</sup> HIS. Ueber die Bildung von Haifischembryonen. Zeitschrift f. Anatomie und Entwicklungsgeschichte. II. Bd. 1, 2. Leipzig 1876. pag. 108.

<sup>2</sup> BAER, K. E. VON. Ueber die Entwicklungsgeschichte der Thiere 1828 bis 1837.

<sup>3</sup> VOGT, KARL. Embryologie des Salmones. Neuchatel. 1842. pag. 45 ff.

<sup>4</sup> LEREBoullet. Recherches sur le développement du brochet, de la perche et de l'écrevisse. Mémoires couronné par l'académie des sciences. — Annales des sciences naturelles I. Bd. 4. Série. Paris 1854 und

LEREBoullet. Recherches d'Embryologie comparée sur le développement de la truite, du Lézard et du Limnée. Annales des sciences naturelles. XVI. Bd. 4. Serie (Zoologie). Paris 1861.

eine manchmal sehr unklare Wiederholung der v. BAER und VOGT'schen Angaben.

Eingehendere und zum Theil auf Grund anderer Untersuchungsmethoden erhaltene Angaben macht KUPFFER<sup>1)</sup>, bei der Mittheilung der Ergebnisse seiner Untersuchung der Entwicklung von *Gasterosteus* und *Gobio*. Nachdem er das Auftreten einer muldenförmigen Rückenfurche erwähnt hat, beschreibt er die Entwicklung des Rückenmarkes folgendermassen: »Mit dem Auftreten dieser Furche complicirt sich die Entwicklung mehr und mehr. Es beginnen vom Kopfe aus Vorgänge, die einerseits eine Sonderung im Embryonschilde der Quere nach einleiten, indem die in der Axe auftretende Anlage des Centralnervensystems sich von den seitlichen Wirbelanlagen scheidet, andererseits aber gleichzeitig eine Sonderung der Tiefe noch vollzieht, wodurch drei deutlich getrennte Blätter entstehen. Man hat also zunächst, noch vor dem Auftreten der schon besprochenen Furche, das Vorderende des Embryonschildes vor sich als einen dicken, an der Oberfläche etwas abgeplatteten Körper, der seitlich/ziemlich steil abfällt und von dessen unterer Mittellinie der Kiel gegen den Dotter vorspringt. Dann vertieft sich die Oberfläche des Schildes muldenförmig, der Kiel senkt sich noch tiefer abwärts, zugleich aber hebt sich die Portion zu beiden Seiten des Kieles leicht gewölbt vom Dotter ab, so dass daselbst freiere Räume entstehen.« KUPFFER beschreibt nun den Kiel als eine Verdickung des oberen Keimblattes, die nur in der »unteren Mittellinie« den Zusammenhang mit dem zweiten, dem mittleren Keimblatte bewahre. Er stellt diesen verdickten Theil des oberen Keimblattes, aus dem das Centralnervensystem hervorgeht, der Medullarplatte des Hühnchens als gleichwerthig hin. Den übrigen Theil des oberen Keimblattes bezeichnet er als Hornblatt. Auf pag. 246 u. ff. (l. c.) spricht er weiter von der Anlage des Rückenmarkes. »Die Anlage des Centralnervensystems präsentirt sich auf dem Querschnitte als ein convexer Medullarstrang, der vom Hornblatte bedeckt ist. Mit der Unterfläche ruht der Strang am Kopfteil, dem mittleren Keimblatte (Kopfplatte REMAK's), am Rumpfteil der Chorda dorsalis auf. Die Augenanlagen treten am Vorderende als selbständige Körper hervor und beginnen sich zunächst hinten an der Basis vom Medullarstrange abzuschnüren.«

---

<sup>1)</sup> KUPFFER. Beobachtungen über die Entwicklung der Knochenfische. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. IV. 1868. pag. 234 u. ff.

Der weitere Verlauf der Entwicklung des Centralnervensystems ist nach diesem Autor folgender: »Es löst sich am Vorderhirn, dann gleichmässig nach hinten fortschreitend, das Hornblatt von dem Medullarstrange an der oberen Mittellinie und nun bildet sich unter dem als Epidermis erhobenen Blatte eine Furche, die von oben her in den Strang eindringt. Die Furchenbildung streicht rasch über den Hirntheil des Stranges hin, langsamer über das Rückenmark; dann schliesst sich die Furche bald am Vorder- und Mittelhirn, indem die oberen Ränder sich einander zuneigen und verschmelzen, weiterhin bleibt sie längere Zeit offen. Die Entwicklungsstufen des Auges, die leicht wahrnehmbar sind, geben den besten Anhalt für die entsprechende Ausbildung des Centralnervensystems. Das erste Auftreten der Augenhügel erfolgt bei muldenförmig vertiefter Medullarplatte. Beginnt die Abschnürung der Augen von ihrer Basis, so ist der gewölbte solide Medullarstrang vorhanden; wird das Auge hohl, so beginnt das Hornblatt sich vom Medullarstrange abzulösen, die Linsenbildung fällt mit dem Erscheinen der medialen Furche zusammen, deren Schluss die Bildung des Centralcanales bewirkt«.

KUPFFER'S Angaben schliessen sich zum Theil an die der erst-erwähnten drei Autoren an, dagegen hebt er sehr bestimmt die ursprünglich solide Anlage des Rückenmarkes hervor und tritt damit auf die Seite der übrigen neueren Autoren. Zur Bildung der Auskleidung des Medullarrohres werden nach ihm keine Zellen der äussersten Schicht des oberen Keimblattes verwendet.

Eine neue Ansicht über die Entstehung des Rückenmarkes und seines Centralcanales wurde von SCHAPRINGER<sup>1)</sup> vorgebracht und bald darauf von WEIL<sup>2)</sup> bestätigt. Nach diesen bildet sich bei der Bachforelle der Canalis centralis medullae spinalis nicht wie bei den Säugethieren, Vögeln, Reptilien und Amphibien durch Verschluss der Rückenfurche. Die Rückenfurche des Fischembryo ist nur eine vorübergehende Bildung, die nach einigen Tagen verstreicht und bald einer Erhöhung Platz macht.

Das zuerst einen soliden Strang darstellende Rückenmark bildet sich dadurch, dass Theile des mittleren Keimblattes einen Theil des verdickten Hornblattes (im Sinne STRICKER'S) abschnüren, welcher

<sup>1)</sup> SCHAPRINGER. Ueber die Bildung des Medullarrohres bei den Knochenfischen. Wiener Sitzungsberichte. Bd. 64 II. Abthl. 1871 d. 9. November. pag. 653. ff.

<sup>2)</sup> WEIL, C. Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung der Knochenfische. Wiener Sitzungsberichte. Bd. 68 II. Abth. 25. April 1872. pag. 171 ff.



dann die Anlage des Rückenmarkes repräsentirt und in dieser Anlage entsteht der Centralcanal durch einen Spaltungsprocess.

Weit eingehendere und genauere Mittheilungen über die Bildung des Medullarrohres wurden von OELLACHER<sup>1)</sup> bei der Beschreibung der Entwicklung der Bachforelle gegeben. Die Bildung des Rückenmarkes geht nach diesem Autor in der Weise vor sich, dass der mediale Theil der inneren Schicht des obern Keimblattes sich verdickt.

Der axiale Theil desselben wächst nach vorn, das mittlere und untere Keimblatt kielförmig in den Dotter hinabdrängend. Gleichzeitig mit diesem Vorgange entsteht die Rückenfurche, die aber mit der des Hühnchens nichts als die Lage gemeinsam hat. In seinem vordersten Theile gehört der eben erwähnte Kiel nur der inneren Schicht des Ectoderm und dem Entoderm an. Soweit er dem Mesoderm angehört, bezeichnet ihn der Autor als Axenstrang.

Aus den concentrisch angeordneten Zellen im Rumpftheile des Axenstranges entsteht die Chorda dorsalis, aus den über dieser liegenden Zellen des Rumpftheiles des Medullarstranges, der Rumpftheil der Rückenmarksanlage und aus dem Kopftheil des Axenstranges (hier sind Medullar- und Axenstrang identisch) das Gehirn. Inzwischen ist die Rückenfurche verstrichen. Die äussere Schicht des oberen Keimblattes geht nie in die Bildung des Rückenmarkes ein, wird nie zur Auskleidung des Centralcanales verwendet. Dieser letztere entsteht (l. c. pag. 57, 62, 73 u. ff.), ganz wie dies SCHAPRINGER und WEIL angeben, durch Auseinanderweichen der innersten Zellschicht der soliden Rückenmarksanlage. OELLACHER sagt (l. c. pag. 73): »Es bildet sich der Medullarcanal durch Auseinanderweichen und theilweise Verflüssigung der innersten Zellschicht des Medullarstranges.«

Auch VAN BAMBEKE<sup>2)</sup> beschreibt bei der Schilderung der ersten Entwicklung von *Leuciscus rutilus* und *Tinca vulgaris* die erste Anlage des Rückenmarkes als einen soliden Strang.

GÖTTE<sup>3)</sup> spricht vermuthungsweise aus, dass der Medullar-

<sup>1)</sup> OELLAHER, Dr. J. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforellenei. III.—V. Capit. Zeitschrift f. wissenschaftliche Zoologie Bd. XXIII. 1873. pag. 1 u. ff.

<sup>2)</sup> VAN BAMBEKE. Recherches sur l'Embryologie des Poissons osseux. Mémoires de l'académie royal belgique. Bruxelles. 1875.

<sup>3)</sup> A. GÖTTE. Die Entwicklungsgeschichte der Unke. 1875. pag. 186 und Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. I. Der Keim



canal nicht durch innere Auflösung, in der Art wie OELLACHER es beschreibt, entstehe, sondern dass die im Innern des soliden Medullarstranges auftretende Höhle nur der Rest einer durch früheren Seitendruck verloren gegangenen Spalte sei. Die letztere auskleidenden Zellen seien von der äusseren Schicht des Ectoderm durch Wucherungen der inneren Schicht desselben und des mittleren Keimblattes abgeschnürt worden.

Die Entwicklung des Medullarrohres der Störe ist bis jetzt nur von KOWALEWSKY<sup>1)</sup> in Gemeinschaft mit OWSJANNIKOW und WAGNER untersucht worden.

Diese Autoren geben an, dass sich durch Nähern der beiden Medullarplattenränder die Medullarrinne bilde. Durch Erhöhung und endliches Verwachsen der beiden Ränder schliesse sich dieselbe zum Medullarrohr. Am Kopfende sei letzteres sehr erweitert, am hinteren Ende bleibe das Medullarrohr noch eine Zeit lang offen, welche Oeffnung den Rest des Rusconi'schen Afters darstelle. Die Wandung des Medullarrohres ist mit Zellen des Hornblattes (äusserste Schicht des Ectoderm) ausgekleidet.

Die Bildung des Medullarrohres bei den Petromyzonten beschreibt zuerst MAX SCHULTZE<sup>2)</sup> in seiner Entwicklungsgeschichte des Petromyzon Planeri.

Da dieser Autor seine Angaben vorwiegend auf blosser äusserer Beobachtung des Entwicklungsvorganges gegründet hat, beschreibt er die Bildung des Medullarrohres in ähnlicher Weise wie sie v. BAER und VOGT (l. c.) von den Knochenfischen gaben.

»Die von der Afteröffnung sich erhebenden Rückenwülste nähern sich, bald ist zwischen ihnen nur noch eine feine Spalte vorhanden. Einige Stunden später ist letztere geschlossen.« »Mit dem Auskriechen der Larve aus dem Ei findet sich das Centralnervensystem als vorne keulenförmig verdickter Strang unmittelbar auf der Chorda dorsalis aufliegend (ganz wie bei Amphioxus)«. Ob derselbe in die-

des Forelleneies. Archiv f. mikr. Anatomie. 1873. Bd. IX. pag. 679 und ff.

<sup>1)</sup> KOWALEWSKY, OWSJANNIKOW und N. WAGNER. Die Entwicklungsgeschichte der Störe. Bulletin de l'académie d. St. Pétersbourg. T. XIV. 1870. pag. 317 ff.

<sup>2)</sup> M. SCHULTZE. Die Entwicklungsgeschichte (von Petromyzon Planeri. Haarlem 1856. Gekr. Preisschrift.

sem Zustande eine Höhlung habe, war bei dem Mangel an Schnittpräparaten nicht entscheidbar.

Am Schlusse der erwähnten Abhandlung spricht sich SCHULTZE ganz bestimmt dahin aus, dass die Bildung des Medullarrohres von *Petromyzon* in der Art vor sich gehe, wie REMAK<sup>1)</sup> diesen Vorgang vom Hühnchen und Frosch beschrieben hat. Hiermit stimmen auch die Angaben OWSJANNIKOW's<sup>2)</sup> überein.

Nach diesem Forscher ist die Rückenfurche erst sehr seicht. später wird sie durch Emporwachsen der Seitenränder tiefer. Die Trennung des Gehirnes vom Rückenmark ist keine scharfe. »Nachdem die Rückenmarksfurche sich geschlossen hat, erhebt sich der Embryo über den Dotter als eine ziemlich hohe, stark von den Seiten comprimirt Leiste. Querschnitte vor dem Schlusse der Rückenmarksfurche (vom 2.—5. Tage) zeigen, dass die Embryonalanlage aus drei Schichten besteht. Das Hornblatt, das zwei Zellenlagen hat, bildet die Rückenmarksfurche und geht einen Tag später als die Furche sich schliesst, in den Rückenmarkscanal über. Die Zellen, welche die Anlage des Centralnervensystems bilden, sind alle einander gleich. Die Scheidung in Epithel und Nervenzellen tritt erst später auf.«

In einer kürzlich erschienenen Arbeit über die Entwicklung des *Amphioxus lanc.* behauptet KOWALEWSKY<sup>3)</sup>, dass vom Ectoderm an einer über der Chordaanlage sich befindenden Stelle, durch »Ueberwachsen von Zellen des gleichen Blattes von den Seiten her«, eine Zellenmasse abgeschnürt werde. Diese letztere soll sich unter der durch die Abschnürung entstandenen Decke von Ectodermzellen zu einer Rinne umbilden. Letztere schliesse sich später zum Medullarrohr. Nach KOWALEWSKY besteht die Medullarrohranlage, selbst nach ihrem Schluss zu einem Rohre, noch eine Zeit lang aus einer einfachen Zellenlage. Er lässt also das Medullarrohr aus dem noch nicht in zwei Lagen gesonderten, primitiven oberen Keimblatte entstehen. Dieser Befund steht nicht in directem Gegensatz zu der von

---

1) REMAK. Untersuchung über Entwicklung der Wirbelthiere. Berlin 1850—1855.

2) OWSJANNIKOW. Die Entwicklungsgeschichte des *Petromyzon fluviatilis*. (vorl. Mittheilung) im Bulletin de l'académie des sciences. St. Pétersbourg 1870. XIV. pag. 325.

3) A. KOWALEWSKY. Weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus lanc.* Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XIII. pag. 181 u. ff. September 1876.

den höheren Vertebraten bekannten Bildungsweise des Medullarrohres, indem bei diesen das Medullarrohr sich zwar aus einem mehrschichtigen Ectoderm bildet, dieses letztere aber aus einem nur eine Zellschicht besitzenden primitiven Ectoderm entstanden ist. Somit schliesst sich dieser Befund von *Amphioxus* an die von BALFOUR (l. c.) bei den Selachiern beschriebene Bildungsweise des Medullarrohres direct an.

Während so die neuesten Untersucher die Bildung des Medullarrohres bei den Knochenfischen ohne Betheiligung der nur kurze Zeit vorhandenen Medullarrinne und der sie auskleidenden äusseren Schicht des Ectoderm vor sich gehen lassen, indem sie die Entwicklung des Centralcanales durch einen Auflösungs- oder Trennungsprocess im Innern der zuerst soliden Anlage des Medullarrohres beschreiben, bietet die Entwicklung dieses Organes bei *Amphioxus*, den Selachiern, Ganoiden und den Petromyzonten einen directen Anschluss an den von Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugethieren für dasselbe Organ bekannten Entwicklungsmodus. Die das Auftreten einer Medullarrinne bei den Teleostiern, wie bei den Selachiern, Ganoiden und Petromyzonten übereinstimmend beschreibenden neueren Autoren geben an, dass diese Rinne bei der erstgenannten Fischgruppe bald wieder verschwinde und sich nicht an der Bildung des Medullarrohres betheilige. Sie führen ferner an, dass die äusserste Schicht des Ectoderm sich nie an der Bildung des Rückenmarkes und seines Centralcanales betheilige.

Dieser fundamentale Unterschied in der Entwicklung eines so wichtigen Organes, bei sonst in nahen verwandtschaftlichen Verhältnissen stehenden Thiergruppen, musste sehr auffallend erscheinen, denn es ist eine grosse Differenz, ob der Centralcanal ohne Betheiligung der äussern Zellschicht des Ectoderm, durch Auseinanderweichen und Verflüssigung von Zellen im Innern einer soliden Anlage entstehe oder ob er sich durch Schluss einer Rinne zu einem Rohre unter Betheiligung der äusseren Schicht des Ectoderm bilde.

Ein derartiges Verhalten ist um so auffallender, wenn man die späteren Zustände des Medullarrohres berücksichtigt.

Bei den meisten Wirbelthieren ist nachgewiesen, dass aus der den Centralcanal umgebenden von der äusseren Schicht des oberen Keimblattes herstammenden Zellschicht die eigentlichen nervösen Centralapparate, die Ganglienzellen sich bilden, während die peri-

pheren Schichten der Medullarrohranlage nur den leitenden, also accessorischen Apparaten, als Bildungsmaterial dienen. Aus der innern dem Centraleanal benachbarten Schicht geht die graue, aus der äusseren Schicht die weisse Substanz des Rückenmarkes hervor.

Acceptirt man die Auffassungen von SCHAPRINGER, WEIL und OELLACHER über die Bildung des Medullarrohres, so folgt, dass die Entwicklung der grauen und weissen Substanz bei den Teleostiern, da sie beide nur aus der innern Schicht des Ectoderm entstehen, in unvereinbarem Gegensatz zu der Bildungsweise derselben Anlage bei allen übrigen Wirbelthieren steht.

Diese Differenz musste dazu anregen von Neuem die Entwicklung des Medullarrohres der Teleostier der Untersuchung zu unterwerfen. Auch die Mittheilungen über die Entwicklung des Medullarrohres bei den Petromyzonten sind noch so lückenhaft, dass ein Hereinziehen dieser Fischgruppe in den Umfang dieser Untersuchung berechtigt war.

Bei dieser Untersuchung war ich gezwungen auf die Entwicklung der in der Umgebung desselben befindlichen Organanlagen Rücksicht zu nehmen. Hierbei ergaben sich bezüglich der Bildung der Chorda dorsalis Resultate, die gleichfalls mit den Angaben anderer Autoren nicht im Einklang stehen. Ich werde diese Befunde nach Schilderung der Entwicklung des Medullarrohres mittheilen und an jener Stelle noch Beobachtungen über die Entwicklung der Chorda bei den Batrachiern anschliessen.

Ehe ich die Mittheilung der Ergebnisse meiner Untersuchungen beginne, will ich die Angaben der Autoren über die Bildungsweise der Chorda dorsalis in kurzem mittheilen.

Die über die Entwicklung der Chorda bestehenden Angaben lassen sich entsprechend den drei Keimblättern, die nach der einen oder andern Anschauung die Bildungsstätte dieses Organes sein sollen, in verschiedene Gruppen trennen. — Die zahlreichsten Vertreter findet die Angabe, dass die Chorda sich aus den Elementen des mittleren Keimblattes aufbaue. Entsprechend den verschiedenen Anschauungen über die Entstehung dieses Keimblattes herrschen hier wieder verschiedene Meinungen.

Die älteste, auf sehr genaue Untersuchungen gestützte und deshalb wohl die meisten Anhänger findende Angabe ging von REMAK (l. c.) aus. Nach dessen beim Hühnchen und dem Frosche angestellten Untersuchungen bildet sich das mittlere Keimblatt nur aus



Elementen des ursprünglichen unteren Keimblattes, indem dieses sich in eine obere mehrzellige Schicht, eben das mittlere Keimblatt (Mesoderm) und eine untere einzellige Schicht, das secundäre untere Keimblatt, REMAK's Darmdrüsenblatt (Entoderm) trennt. Ersteres ist die Bildungsstätte der Chorda, doch lässt REMAK gerade den Theil des mittleren Keimblattes, aus welchem die Chorda hervorgeht, eine Zeit lang mit dem oberen Keimblatte als Axenplatte innig zusammenhängen. Diesen Befunden treten mit neueren Arbeiten BALFOUR<sup>1)</sup>, GÖTTE (Die Unke) und für die Bildung des Mesoderm auch E. VAN BENEDEN<sup>2)</sup> bei. GÖTTE lässt besonders die peripheren Theile des Entoderm das Bildungsmaterial für das Mesoderm liefern.

Verschieden davon sind die Ansichten von HIS<sup>3)</sup> und WALDEYER<sup>4)</sup>.

Während Ersterer für eine gleichmässige Betheiligung des oberen und unteren Keimblattes an der Bildung des mittleren eintritt, spricht sich WALDEYER zwar für eine geringe Betheiligung des Ectoderm im Axenstrang (im Sinne REMAK's) an der Mesodermbildung aus, den Haupttheil an der Bildung dieses Keimblattes schiebt er jedoch dem Entoderm zu<sup>5)</sup>.

Ganz entgegengesetzt diesen Angaben tritt KÖLLIKER<sup>6)</sup> für eine Entstehung des Mesoderm aus dem Ectoderm ein.

PEREMESCHKO<sup>7)</sup> endlich lässt das mittlere Keimblatt aus Zellen entstehen, die vom Rande des Blastoderm zwischen das Ento- und Ectoderm einwandern.

<sup>1)</sup> BALFOUR und FOSTER. Die Entwicklungsgeschichte des Hühnchens. Leipzig 1876. pag. 42 u. ff.

<sup>2)</sup> E. VAN BENEDEN. La maturation de l'oeuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaires des Mammifères et. Bulletin de l'Académie royale de Belgique. T. XL. 2. Serie No. 12.

<sup>3)</sup> HIS, W. Untersuchung über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Leipzig 1868.

<sup>4)</sup> WALDEYER. Ueber die Keimblätter und den Primitivstreifen bei der Entwicklung des Hühner-Embryo. Zeitschrift f. rat. Med. 1869.

<sup>5)</sup> Im Jahresbericht 1875 von HIRSCH und VIRCHOW tritt WALDEYER gelegentlich eines Referates über eine die Entwicklung der Vertebraten betreffende Arbeit von BALFOUR entschieden für die alte REMAK'sche Ansicht ein. Jahresbericht 1875. I. Abth. pag. 136.

<sup>6)</sup> KÖLLIKER. Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1876. pag. 92 ff.

<sup>7)</sup> PEREMESCHKO. Ueber die Bildung der Keimblätter im Hühnerrei. Wiener Sitzungsberichte. Bd. 57. 18. Jahrg. 1868. pag. 499.

REMAK, BALFOUR (Hühnchen), GÖTTE, WALDEYER, KÖLLIKER sowie PEREMESCHKO lassen die Chorda dorsalis sich aus den Zellen des Mesoderm aufbauen.

OELLACHER, der ähnliches für die Bildung des Mesoderm wie PEREMESCHKO anführt, spricht sich (l. c. Abth. III) ferner für eine theilweise Betheiligung des Ectoderm an der Chordabildung aus, indem er dieselbe aus dem Axenstrange hervorgehen lässt. Letzterer ist jedoch von seinem ersten Auftreten an scharf von den seitlichen Partien des Mesoderm getrennt, während er am vorderen Theil der Embryonalanlage aus dem Ectoderm und dem Entoderm sich zusammensetzt. Auch im Axenstrange kann der genannte Autor keine Trennung des Ectoderm vom Mesoderm constatiren.

MIHALKOVICS<sup>1)</sup> lässt nach Untersuchungen am Hühnchenembryo die Chorda dorsalis sich direct aus Zellen des Ectoderm, die in den Axenstrang gerathen sind, aufbauen, zu gleichem Resultat kommt RADWANER<sup>2)</sup> bei Beobachtung der Entwicklung des Forelleneies.

Wiederum verschieden von diesen Angaben ist die neuerdings von BALFOUR (l. c. pag. 340 u. ff.) bei Beschreibung der Entwicklung der Selachier und von HENSEN<sup>3)</sup>, bei der des Kaninchens gegebene Darstellung. Nach den genannten Autoren bildet sich die Chorda aus einem mittleren verdickten Theile des Entoderm (BALFOUR's Hypoblast durch Einstülpung desselben und darauf folgende Abschnürung des eingestülpten Stückes. BALFOUR, der diesen Vorgang am genauesten beschreibt, führt an (l. c. pag. 342, dass die Einstülpung des Hypoblast zu einer Zeit aufträte, wo beiderseits der Verbindungsstelle des Epiblast (Ectoderm) und Hypoblast sich der Mesoblast völlig scharf vom primitiven Hypoblast, seiner Ursprungsstätte, differenzirt habe. Erst nach erfolgter Bildung des Mesoblast beginnt die Einstülpung, Verdickung und Abschnürung im mittleren Theile des Hypoblast (vgl. l. c. die Fig. 6<sup>a</sup>, 6<sup>b</sup>, 7<sup>a</sup> u. 7<sup>b</sup>).

Diesen Angaben BALFOUR's steht die Ansicht von SCHULTZ<sup>4)</sup>,

<sup>1)</sup> MIHALKOVICS, V. v. Wirbelsäule und Hirnanhang. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XI. pag. 389—441.

<sup>2)</sup> RADWANER, Dr. Jos. Ueber die erste Anlage der Chorda dorsalis. Wiener Sitzungsberichte. Bd. 73. III. Abth. Aprilheft 1876. pag. 1.

<sup>3)</sup> HENSEN. Beobachtungen über die Entwicklung des Kaninchens etc. Zeitschrift f. Anatomie und Entwicklungsgeschichte. I. Bd. 1876. pag. 366 und ff.

<sup>4)</sup> AL. SCHULTZ. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Knorpelfische. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XIII. Heft 3: pag. 474 u. 477.

der die Entwicklung der Chorda dorsalis am Ei von *Torpedo* beobachtet hat, entgegen. Dieser Autor sagt pag. 477 folgendes: „Die Chorda entsteht aus einer Verschmelzung der oberen mit der mittleren Keimzellenschicht, wobei letztere in dem der Chordaanlage entsprechenden Abschnitt Elemente des mittleren Keimblattes führt.“

In der schon oben erwähnten Arbeit über die Entwicklung des *Amphioxus* spricht sich KOWALEWSKY für einen mesodermalen Ursprung der Chorda aus. Das Mesoderm bildet sich aus den Zellen des unteren Keimblattes durch Theilung. Seine Figur 11. Taf. XV l. c. spricht aber mehr für einen entodermalen Ursprung der Chorda durch einen Einstülpungsvorgang in der Art. wie ihn BALFOUR (l. c. No. 1, Fig. 6<sup>a</sup>—7<sup>b</sup>) bei den Selachiern beschreibt.

Aus dieser Darstellung geht eine bedeutende Divergenz der Meinungen hervor. Da die meisten der Angaben auf der Beobachtung verschiedener Objecte beruhen, könnte man glauben, dass bei der Annahme absoluter Richtigkeit jener Beobachtungen, die Chorda auf eine sehr differente Weise bei den verschiedenen Thieren entstehe. Da aber auch für ein und dasselbe Thier (Hühnchen) zwischen verschiedenen Beobachtern, wie REMAK, KÖLLIKER, HIS, PEREMESCHKO und anderen keine Uebereinstimmung erzielt ist, muss Beobachtung wie Darstellung des Beobachteten besondere Schwierigkeiten darbieten. Es liegt daher auch für die Entstehung der Chorda die Aufforderung erneuter Untersuchung nahe genug.

Indem ich mich zur Mittheilung meiner eigenen Beobachtungen und zwar zur Entwicklung des Medullarrohres wende, bespreche ich zunächst die Vorgänge, die zur Bildung dieses Organes bei den Teleostiern führen. Als Untersuchungsmaterial dienten mir die Embryonen von *Syngnathus acus*<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Die Embryonen von *Syngnathus acus* habe ich im Sommer 1875 in Messina, zum Theil auch in Neapel und auf Ischia gesammelt. Die Leichtigkeit mit welcher man, besonders an erstgenanntem Platze, Männchen dieser Fischart erhalten konnte, gestatteten mir alle Entwicklungsstadien reichlich zu erhalten. (Wie bekannt gelangen die Eier der Lophobranchier in einer Bruttasche, die sich an der Bauchseite hinter der Afteröffnung des Männchens befindet, zur Entwicklung.) Die Härtung der Embryonen geschah in 1% Chromsäure; nach 8—12 stündigem Liegen in dieser Flüssigkeit brachte ich die Embryonen in Alkohol von 90%.

Zur Untersuchung der Entwicklungsvorgänge bei den Petromyzonten dienten mir die Embryonen von *Petromyzon Planeri*. Ich erhielt dieselben durch

Nachdem die Embryonalanlage die Biscuitform erreicht hat, erscheint die Rückenfurche; zuerst nur in schwacher Andeutung, jedoch noch vor Beginn der Verbreiterung des Kopfendes der Embryonalanlage wird sie deutlich als eine auf der Mitte derselben in der Richtung ihrer Längsaxe verlaufende mässig breite Furche erkennbar. Sie reicht von dem Kopfende bis zum Schwanzende und ist wohl zu dieser Zeit am tiefsten.

Mit der Ausbildung des Kopfendes des Embryo, der Sonderung der Gehirnblasen und dem Auftreten der Augenanlage beginnt die erwähnte Furche zu verschwinden und bald deutet nur eine einfache Linie den Ort an wo sich dieselbe befand. Mit der vollendeten Ausbildung der primitiven Augenanlage entzieht sich selbst jene Andeutung der Wahrnehmung. Die Embryonalanlage vom ersterwähnten Entwicklungsstadium zeigt, auf der Mitte einer Serie entnommenen Querschnitten, die Form (Fig. 1) eines Dreiecks, dessen stumpfer Winkel gegen den Dotter gerichtet ist. Betrachtet man nun Schnitt für Schnitt einer solchen Embryonalanlage, so bemerkt man, wie die in der Mitte der erwähnten Furche befindlichen Zellen der die Oberfläche bedeckenden Zellschicht durch eine gewisse Regelmässigkeit ihrer Anordnung mit Zellen, die unter ihr liegen, in besonderen Beziehungen zu stehen scheinen. Die Form der die Oberfläche der Embryonalanlage überziehenden Zellen ist auf dem Querschnitt fast quadratisch, dabei sind sie grösser als die den übrigen Theil der Embryonalanlage bildenden Zellen. Letztere sind mit Ausnahme einiger unter der Mitte der erwähnten Einbuchtung, dem Querschnitt der Rückenfurche, befindlicher Zellen, welche den die Oberfläche bedeckenden Zellen in Form und Grösse gleichen, meist klein und vieleckig. Die unter der Mitte der Einbuchtung zwischen den kleinen Zellen der Embryonalanlage befindlichen grösseren Zellen

---

künstliche Befruchtung von Eiern, die ich im Frühjahr 1876 im Heidelberger anatomischen Institute ausgeführt habe. Auch von diesem Thiere gelang es mir ein reiches Sortiment aller Entwicklungsstadien zu erhalten. Die Härtungsmethode war die gleiche, wie ich sie für die Embryonen von *Syngnathus* angewendet habe. Aeltere Embryonen von *Petromyzon* härtete ich auch mit Vortheil in dem von MERKEL angegebenen Gemisch von Platinchlorid (1 : 200 H<sub>2</sub>O) und Chromsäure (1 : 200 H<sub>2</sub>O) zu gleichen Theilen.

Behufs der Untersuchung wurden die entwickelten Eier und Embryonen beider Fischarten, nachdem sie in ammoniakalischer Carminlösung gefärbt, in die von mir früher (dieses Jahrbuch: Bd. II. pag. 445 u. ff.) beschriebene Eiweiss-Eidottermasse eingebettet und in Schnittserien nach den 3 Hauptrichtungen zerlegt.



lassen auf den aufeinander folgenden Schnitten einer Serie folgendes Verhalten erkennen.

Auf einem Schnitt (z. B. Figur 1, bemerkt man, dass unter der tiefsten Stelle der Einbuchtung 2—3 solcher ebenbeschriebener Zellen liegen, auf anderen, oft dem nächstfolgenden Schnitte, hat sich die Zahl dieser Zellen verdoppelt oder verdreifacht. Man kann ferner leicht beobachten, dass, je mehr solcher grosser quadratischer oder oblonger Zellen unter der Mitte der Einbuchtung, der Mitte der tiefsten Stelle der Rückenfurche sich befinden, dieselben eine um so regelmässiger Anordnung erkennen lassen. Dabei liegen diese Zellen nicht einfach neben einander sondern sind in zwei Reihen angeordnet, die je nach der sie bildenden Anzahl von Zellen nur wenig oder tief zwischen die übrigen, die Embryonalanlage bildenden Zellen in der Richtung auf den stumpfen Winkel des Querschnittes der Embryonalanlage, also gegen die Mitte des Dotters gerichtet, hinabreichen.

Die obersten zwei Zellen dieser beiden Reihen grenzen direct an die die Oberfläche der Embryonalanlage bedeckende einfache Lage grosser Zellen an, und zwar sind sie so angeordnet, dass es den Eindruck macht, als wenn die zwei Zellreihen einfach eine in die Tiefe herabreichende Fortsetzung der die Oberfläche bedeckenden Zellschicht seien.

Oft findet man alle Stadien dieser eben beschriebenen Zellanordnung vertreten. Bald befinden sich unter der Mitte der Rückenfurche nur zwei oder drei solcher grosser Zellen, bald die drei-, vier- oder fünffache Anzahl und dann reichen diese Zellen, in zwei Reihen geordnet, in die Embryonalanlage, in der Richtung auf das Eicentrum hin, bis über zwei Drittel der Dicke derselben hinab. Die Berührungsflächen der zwei Zellreihen geben das Bild einer geraden oder etwas gezackten Linie.

Fassen wir diese Befunde zusammen, so ergibt sich, dass die Embryonalanlage dieses Stadiums mit einer einfachen Lage grosser fast quadratischer Zellen bedeckt ist; unter der Mitte der Rückenfurche finden sich unter der eben angeführten Zellschicht Zellen, die in Form und Grösse der ersteren völlig gleichen und die mit denselben an der tiefsten Stelle der Rückenfurche zusammenstossen. Diese Zellen im Innern der Embryonalanlage sind in zwei sich berührende, senkrecht gegen die Rückenfurche, der Längsaxe der Embryonalanlage folgende Lagen angeordnet, deren Berührungsflächen auf Querschnitten das Bild einer geraden oder gezackten Linie dar-

boten. Diese Zellen, die den die Oberfläche der Embryonalanlage bedeckenden Zellen in Form und Grösse gleichen, stehen durch die Art ihrer Anordnung in Uebereinstimmung mit den letztgenannten Zellen, man darf deshalb annehmen, dass sie den letzteren zugehören. Sei es nun, dass Zellen der oberflächlichen Schicht sich in die Tiefe eingesenkt, oder dass die daselbst befindlichen Zellen durch Zelltheilung sich von den Boden der Rückenfurche bildenden Zellen abgetrennt haben.

Querschnitte, auf denen die zwei eben besprochenen Zellreihen bis zu zwei Drittel der Dicke der Embryonalanlage herabreichen, lassen auch die beginnende scharfe Sonderung der Keimblätter erkennen, und nur um wenige Stunden ältere Embryonalanlagen, welche die tiefste Rückenfurche besitzen, zeigen die vollendete Sonderung in drei Keimblätter.

Nach aussen, die Oberfläche bedeckend, das ein- oder mehrschichtige Ectoderm, darunter das aus dem primitiven Entoderm entstandene Mesoderm und das secundäre Entoderm. Letzteres nenne ich von jetzt an einfach »Entoderm« im Gegensatz zu dem primitiven Entoderm.

Die früher beschriebene Dreiecksform des Querschnittes der Embryonalanlage ist noch erhalten, allein der stumpfe Winkel ist in einen spitzen übergegangen. Die beiden schon früher spitzen Winkel laufen in Zellreihen aus, die mehrfach gebogen, noch über die Embryonalanlage hinaus auf der Eiperipherie sich hinziehen. Es stellt somit, wie sich aus der Combination von Querschnitten einer Serie leicht ergibt, in diesem Stadium die, von oben gesehen, noch die Biscuitform zeigende Embryonalanlage einen soliden Strang dar, der mit einem scharfen Kiel gegen den Nahrungsdotter vorspringt und auf seiner oberen, dem Kiel entgegengesetzten Fläche, eine seichte Rinne, die Rückenfurche, aufweist. Dabei zeigen die drei Keimblätter folgende Anordnung:

Das obere Keimblatt (Ectoderm) zeigt in den peripheren Partien eine einfache Zellenlage, bald wird es jedoch zwei- bis dreischichtig und mehr nach dem medialen Theil der Embryonalanlage hin tritt noch eine bedeutende Verbreiterung desselben durch Zellvermehrung auf (Fig. 2). Man kann jetzt im Ectoderm eine obere stets einschichtig bleibende und eine untere ein- oder mehrschichtige Zellenlage unterscheiden. Letztere bildet den Haupttheil des gegen den Dotter gerichteten Kieles, in ihrem Innern befinden sich die zwei sich berührenden Zellschichten, die mit der äussern

Schicht des Ectoderm zusammenhängen und deren Bildungsweise und Anordnung oben beschrieben wurde. Sie reichen jetzt bis nahe an die untere Kielbegrenzung herab (Fig. 2 *em*). Gegen den Dotter grenzt das aus einer einfachen Zellschicht bestehende untere Keimblatt (Entoderm) die ganze Embryonalanlage ab (Fig. 2 *en*), in den peripher gelegenen Theilen mit dem dort nur durch eine einfache Zellschicht gebildeten oberen Keimblatte in Berührung tretend. Beiderseits am besprochenen Ectodermkiele, zwischen dem Entoderm und Ectoderm, befindet sich das Mesoderm, bald in einfacher bald in mehrfacher Zellenlage (Fig. 2 *me*).

Unter der Mitte des Ectodermkieses zwischen diesem und dem Entoderm liegen Zellen, die innig mit letzterem zusammenzuhängen scheinen; ob diese Zellen direct vom Entoderm abstammen, vom Mesoderm an ihren jetzigen Ort hingewandert sind, oder ob sie inclusive der darunter liegenden Entodermzellen einen indifferenten Zustand, also primäres Entoderm repräsentiren, liess sich bei Syn-  
gnathus nicht ermitteln.

Fasst man das gegenseitige Verhalten der 3 Keimblätter zusammen, so kann dasselbe so dargestellt werden: das Ectoderm bildet einen soliden Strang mit einem nach unten gerichteten scharfen Kiel, der fast überall vom Mesoderm in ein- oder mehrfacher Zellschicht begleitet, das Entoderm in den Dotter hinabdrängt.

Die in dem soliden, von der inneren Schicht des Ectoderm gebildeten Kiel befindlichen zwei Zellenreihen, die mit der äusseren Schicht desselben Keimblattes zusammenhängen, zeigen auf Querschnitten, von nur um ein wenig älteren Embryonen, eine sehr regelmässige Anordnung in zwei Reihen, deren Berührungsflächen, wie oben erwähnt, im Durchschnittsbild eine gerade oder zickzackförmige Linie geben, die jetzt bis nahe an die untere Grenze des Ectodermkieses herabreicht.

Diese beiden Zellschichten stehen, wie oben ausführlich erwähnt, mit den am Boden der Rückenfurche befindlichen Zellen der äusseren Schicht des Ectoderm in Zusammenhang. Aus ihrer Form und Grösse (Fig. 1 u. 2 *em*) wie aus ihrer Anordnung schloss ich auf ihre Abstammung von den Zellen der äusseren Schicht des Ectoderm (*ec*). Sie wären also den den Boden der Rückenfurche begrenzenden Zellen gleichwerthig.

Durch die Art ihrer Anordnung theilen diese Zellschichten, gerade wie die Medullarrinne der höheren Vertebraten, die Medullarrohranlage in zwei Theile. Befände sich zwischen diesen Zellschichten

ein Raum, auf Querschnitten als eine Spalte bemerkbar, so wäre dieser unbedingt als ein Theil der Rückenfurche anzusehen. Hier berühren sich aber diese beiden Zellschichten, so dass zwischen ihnen kein Lumen vorhanden ist.

Wenn etwa im Verlaufe der Entwicklung diese beiden Zellschichten wieder von einander weichen, so kann man dann mit Recht sagen, dass das entstandene Lumen der Rückenfurche entspricht.

Mit der regelmässigen Anordnung der früher die Rückenfurche theilweis begrenzenden Zellen im Innern des Ectodermkieles haben sich auch die an das Mesoderm anstossenden Zellen der inneren Schicht des Ectoderm regelmässig gruppiert.

Dieser Ectodermkiel stellt die erste Anlage des Medullarrohres dar (Fig. 2).

Wie schon oben erwähnt befinden sich unter der Medullarrohranlage Zellen, deren Genese bei *Syngnathus* nicht zu ermitteln war. Diese Zellen haben sich jetzt concentrisch gegeneinander angeordnet und bilden so einen unter dem Ectodermkiel sich hinziehenden Strang, die Anlage der Chorda dorsalis (Fig. 3 *ch*). Betrachtet man eine etwas ältere Embryonalanlage äusserlich, so findet man dieselbe über die Eiperipherie erhoben, doch ist die Rückenfurche noch deutlich erkennbar. Die seitlichen Begrenzungen der letzteren entsprechen den Rückenwülsten der Embryonalanlage des Hühnchens.

Auf Schnitten trifft man jetzt die seitlich der Medullarrohranlage befindlichen Zellen des Mesoderm vermehrt. Während früher das letztere an genannter Stelle nur ein- oder zweischichtig war (Fig. 2 *me*), ist es jetzt in eine drei- oder mehrschichtige Lage (Fig. 3 u. 4 *me*) übergegangen und darin wird man die Ursache des Emporetens der Embryonalanlage erkennen dürfen.

Durch diese Zellvermehrung im Bereiche des Mesoderm wird die Basis des Ectodermkieles eingeschnürt und damit die die Medullarrohranlage bildenden Zellen von der die Embryonalanlage nach oben bedeckenden Ectodermsschicht abgedrängt. Der Beginn dieser Abdrängung ist in Figur 3, die fast vollzogene Abdrängung in Figur 4 aufs beste zu sehen.

Die Anlage des Rückenmarkes hängt bald nur durch eine schmale Leiste mit der oben die Embryonalanlage bedeckenden Ectodermsschicht zusammen. Auf Querschnitten präsentirt sich die Verbindung der Anlage des Rückenmarkes mit der genannten Ectodermsschicht als eine schmale von der Seite her verengte Strecke, die wie ein Hals dem Medullarrohrquerschnitte aufliegt.



In der Mitte dieses Halses und bis nahe an die untere, gegen die Chordaanlage gerichtete Grenze der Rückenmarksanlage hinreichend, bemerkt man immer noch deutlich die oben beschriebene Anordnung der in die äussere Schicht des Ectoderm übergehenden Zellen, die mit ihren zusammenstossenden Begrenzungsflächen auch jetzt noch das Bild einer mehr oder weniger geraden Linie geben (Fig. 4 *em*). Zu dieser Zeit ist die Chordaanlage vollendet.

Die Form des sich abschnürenden Rückenmarkes ist auf Querschnitten eine ovale geworden, indem der untere früher schärfere Winkel sich abgerundet hat. Während dieser Umbildung ist die Rückenfurche vollständig verstrichen.

Mit der weiteren Entwicklung der Embryonalanlage hat sich dieselbe gegen oben wulstförmig emporgehoben und die Rückenmarksanlage ward durch die Wucherung der seitlich gelegenen Mesodermzellen ganz von dem Ectoderm getrennt. Querschnitte von Embryonen dieses Stadiums lassen folgendes speciellere Verhalten der Zellschichten erkennen.

Die Oberfläche des ganzen Embryo ist mit einer ein- oder mehrschichtigen Zellenlage des Ectoderm bedeckt. Stets zeigt die äussere, obere Schicht dieses Keimblattes eine sehr regelmässige Anordnung ihrer Zellen. Diese letztern hatten früher (Fig. 1 und 2) auf dem Querschnitt eine nahezu quadratische Form. Mit der weiteren Entwicklung der Embryonalanlage haben diese Zellen ihre Form verändert und sind jetzt auf Querschnitten länglich viereckig geworden. Die früher vorhandenen Grössendifferenzen zwischen den Zellen der oberen und denen der unteren Schicht des Ectoderm, des Meso- und Entoderm haben sich ausgeglichen. Zum Theil sind die Zellen der unteren Schicht des Ectoderm grösser als die der oberen Schicht desselben Keimblattes, letztere sind allein durch ihre oben beschriebene Form und ihre regelmässige Anordnung ausgezeichnet. Unter dem letztgenannten Keimblatte befindet sich die Medullarrohranlage und seitlich derselben das eine zwei- oder mehrzellige Schicht bildende Mesoderm. Unter der Medullarrohranlage bemerkt man die Chordaanlage. Gegen den Dotter bildet das Entoderm in der früher beschriebenen Weise die Grenze. In dem Innern der soliden Medullarrohranlage befinden sich, scharf von einander getrennt, die zwei Zellschichten, deren früherer Zusammenhang mit der äusseren Schicht des Ectoderm beschrieben ward. Dieses Stadium wird durch die Figur 5 illustriert.

Bei Betrachtung von Querschnitten älterer Embryonen, solcher.

deren Augenanlage bereits vollendet ist, bemerkt man zwischen der Chordaanlage und dem Entoderm Zellen des Mesoderms.

Den grössten Theil des gesammten Querschnittes nimmt die oval gestaltete Anlage des Medullarrohres ein, sie bewirkt die bedeutende Prominenz der ganzen Embryonalanlage über die Eiperipherie.

Die genaue Untersuchung der Zellanordnung im Innern der Rückenmarksanlage eben geschilderter Embryonen lehrt Folgendes: In der Mitte der noch soliden Medullarrohranlage zeigen Querschnitte eine gerade oder etwas gezackte von oben nach unten verlaufende Linie, die aber weder oben noch unten die Peripherie erreicht, wie dies in der Fig. 5 zu sehen ist. Diese Linie ist der Ausdruck der Trennungsflächen der früher mit der äusseren Schicht des Ectoderm zusammenhängenden zwei Zellreihen, die mit der Abschnürung der Rückenmarksanlage in das Innere desselben gelangt sind.

Die übrigen meist etwas grösseren Zellen der Rückenmarksanlage sind concentrisch gegen diese zwei Zellreihen gruppirt. Besonders die in der Nähe der Peripherie befindlichen Zellen bieten eine sehr regelmässige Anordnung dar (Fig. 5). Fassen wir diese Befunde zusammen, so ergibt sich, dass das Rückenmark von Syngnathus sich aus dem oberen Keimblatte, unter Betheiligung dessen äusserer Schicht, ganz wie es von den höheren Vertebraten bekannt ist, bildet.

Zur Prüfung des weiteren Verlaufs der Entwicklung des Medullarrohres dienen Querschnitte solcher Embryonen, deren primitive Gehirnabtheilungen deutlich zu erkennen sind. Man sieht an diesen das Entoderm gegen die Chordaanlage eingebuchtet, welcher Zustand mit der Vermehrung der Zellmasse des Mesoderm in Zusammenhang steht. In dieser Einbuchtung, die besonders mit lebhafter Wucherung der Zellen des seitlich von der Chorda liegenden Theiles des Mesoderm zusammenfällt, ist die erste Anlage des Darmrohres zu erkennen.

Der elliptische Querschnitt der Rückenmarksanlage beginnt in einen kreisförmigen überzugehen; sie ist zu dieser Zeit noch ein solider Strang. Mit dem Beginn oder der Vollendung der Abschnürung des Darmrohres beginnt an den oft erwähnten zwei Zellreihen im Innern der Rückenmarksanlage eine Veränderung. Man bemerkt auf Schnitten wie die, den untersten Theil der früher beschriebenen Linie durch ihre aneinanderstossenden Seiten bildenden Zellen aus einander zu weichen beginnen. Anfänglich sind daran nur zwei bis drei Zellen betheiligt, bald aber greift diese Spaltung weiter nach oben (Fig. 6 *Ln*). Der Process des Auseinanderwei-

chens dieser beiden Zellreihen verläuft ganz in der schon von OELLACHER (l. c.) beschriebenen Weise, nur erfolgt diese Spaltung ohne Verflüssigung oder zu Grunde gehen von Zellen. Das in der Bildung begriffene Lumen ist meist mit krümlicher oder durchscheinender Masse angefüllt, welche Substanz wohl von einer beim Auseinanderweichen der Zellen exsudirten eiweisshaltigen Flüssigkeit stammt, die durch die Härtingsflüssigkeit (Chromsäure und Alkohol) in diesen Zustand übergeführt wurde.

In diesen krümlichen Massen konnte ich nie zellige Elemente oder deren Reste, z. B. Zellkerne, auffinden, ferner waren die Wandungen des sich bildenden Medullarrohres stets völlig intact.

Da also bei der Bildung des Medullarcanales von *Syngnathus* weder Zellreste im Innern noch Lücken in seinen Wandungen aufzufinden waren, so muss ein Auflösungs- oder Verflüssigungsprocess, wie ihn OELLACHER (l. c.) für die Bildung des Medullarcanales der Bachforelle beschreibt, von der Hand gewiesen werden. Dieser Spaltungsprocess im Innern der Rückenmarksanlage schreitet nun weiter nach oben fort, wobei sich sämtliche, diese Organanlage bildenden Zellen concentrisch gegen das sich entwickelnde Lumen des Medullarrohres ordnen.

Bald ist das Auseinanderweichen der zwei Zellschichten vollendet und hat zur Bildung eines Medullarcanales geführt, der auf Querschnitten eine schmale Spalte darstellt. Mit der Ausbildung der Pleuroperitonealhöhle erweitert sich das obere und untere Ende dieser Spalte. Sie zeigt dann auf Querschnitten eine Ellipsenform bei fast kreisförmigem Querschnitt der ganzen Rückenmarksanlage.

Dies ist der Verlauf der Bildung des Medullarrohres und seines Centralcanales bei den von mir untersuchten Teleostiern, den Lophobranchiern.

---

Die Entwicklung des Rückenmarkes der *Petromyzonten* schliesst sich direct an die eben von den Lophobranchiern geschilderte an, nur sind bei dieser Abtheilung die Sonderungsvorgänge wegen der um vieles grösseren Zellen viel leichter zu beobachten, so dass sie deshalb von nicht geringer Wichtigkeit scheinen.

Ehe ich die Entstehung des Medullarrohres und der Chordanlage ausführlich beschreibe, sei es mir gestattet, die ersten Entwicklungsvorgänge am *Petromyzonei* (*Petromyzon Planeri*) bis zur



vollendeten Anlage der Keimblätter kurz zu besprechen, indem ich mir vorbehalte an einem anderen Orte die erste Entwicklung der Petromyzonten ausführlicher zu behandeln.

»Schon bei der ersten Furchung des befruchteten Eies kann man beobachten, dass die Producte dieses Vorganges keine gleichwerthigen Elemente sind. Die erste Theilung liefert nämlich eine grössere und eine kleinere Furchungskugel. Die kleine und deren Theilungsproducte furchen sich im weiteren Verlaufe stets rascher als die grosse und deren Abkömmlinge. Bis etwa zur sechzehnten Theilung sind die Grössendifferenzen gering und nur bei sorgfältiger Beobachtung zu erkennen. Bald aber überwiegen, entsprechend ihrer rascher erfolgenden Theilung, die kleinen Furchungskugeln die grösseren an Zahl und beginnen das Ei resp. die grösseren Furchungselemente zu umwachsen. Schnitte durch Eier solcher Stadien zeigen, nahe der Seite des Eies, die von den kleinen Furchungskugeln gebildet wird, die Existenz einer Höhle, die ich die primäre Keimhöhle nenne. Dieselbe ist nach aussen durch eine einfache Schicht der kleinen Furchungskugeln abgegrenzt. Es überdecken also gewissermassen die kleinen Furchungselemente in Form einer halben Hohlkugel die Keimhöhle und zum Theil schon die grossen Theilungsproducte. Die eben erwähnte Umwachsung der grossen Furchungskugeln durch die kleinen verläuft nicht überall gleichmässig; es lässt sich leicht beobachten dass auf einem Meridian des Eies diese Umwachsung langsamer fortschreitet als auf den übrigen. Auf diesem Meridian sistirt dieser Vorgang sobald die kleinen Furchungselemente die grossen bis über zwei Drittel der gesammten Eioberfläche umwachsen haben: an dem übrigen Theil des Eies geht jedoch die Umwachsung weiter vor sich. Auf der Stelle des erwähnten Meridianes, wo bei der Sistirung des Umwachsungsvorganges die kleinen an die grossen Furchungselemente grenzen, entsteht jetzt, durch kleine Furchungselemente gebildet, ein Wulst. Letzterem benachbart bildet sich hingegen im Bereiche der grossen Furchungselemente von der Oberfläche aus eine flache Einbuchtung. Ist das gesammte Ei von den kleinen Furchungselementen umwachsen worden, so hat sich die eben erwähnte flache Einbuchtung zu einer tiefen ausgebildet. Diese Grube, die später die Oeffnung eines blinden Ganges ins Innere des Eies darstellt, ist der RUSCONI'sche After oder die primitive Nahrungshöhle, die im weiteren Verlaufe der Entwicklung zum Lumen des Darmrohres wird.



Der RUSCONI'sche After bildet sich, wie schon MAX SCHULTZE (l. c.) richtig beobachtete, später zum bleibenden After um.

Im Centrum des Eies liegt ein Rest grosser Furchungselemente die keiner weitem Theilung unterliegen; sie repräsentiren das Nahrungsmaterial des sich entwickelnden Embryo. Diese Furchungselemente werden durch die die Wandung des RUSCONI'schen After bildenden grossen Furchungskugeln von der Eioberfläche abgeschlossen, nur an der tiefsten Stelle dieser Grube liegt ein Pfropf jener Furchungselemente.

Auf Schnitten durch Eier eines nur um wenig weiter vorgerückten Entwicklungsstadiums bemerkt man die Peripherie von kleinen Furchungselementen gebildet, welche sich gegeneinander abgeplattet haben. Sie repräsentiren das primitive Ectoderm. Nach innen liegt dieser Ectodermischiebt eine Reihe grosser Furchungskugeln an, die gegeneinander abgeplattet das primitive Entoderm darstellen.

Die primäre Keimhöhle ist durch Anlegen des primitiven Entoderm an das primäre Ectoderm fast ganz zum Verschwinden gebracht. Vom RUSCONI'schen After hat sich zwischen die grossen Furchungskugeln, die, wie eben erwähnt wurde, das primitive Entoderm repräsentiren, und den als Nahrungsmaterial dienenden Furchungselementen eine Spalte, ein Gang gebildet. Dieser im Innern blind endigende Gang erweitert sich unter der jetzt völlig verschwindenden primären Keimhöhle und dieser erweiterte Theil bildet, indem der Gang nahe dem RUSCONI'schen After sich durch aneinanderlegen der Wandungen nochmals für eine Zeitlang schliesst, die secundäre Keimhöhle.

Die als Nahrungsmaterial dienenden Furchungselemente, sowie die das primitive Ecto- und Entoderm bildenden Zellen sind, besonders erstgenannte, reichlich mit Dotterkörnchen angefüllt. Sie besitzen sämmtlich grosse, mit Carmin sich intensiv färbende Kerne.

Die Zellen des primitiven Ectoderm sind in diesem Entwicklungsstadium fast würfelförmig, die des primitiven Entoderm haben bei regelmässiger Anordnung eine vieleckige Gestalt und sind um ein Geringes grösser als die Zellen des Ectoderm.

Ich betone an dieser Stelle den schon von andern, am klarsten von HAECKEL hervorgehobenen Unterschied zwischen »primären« und »secundären« Ecto- und Entoderm.

Dabei gehe ich mit BAER, REMAK u. A. davon aus, dass die erste Anlage des Embryo eine zweiblättrige ist. Wir haben also ein »primitives« oder »primäres oberes Keimblatt« (primäres Ecto-

derm, und ein »primäres unteres Keimblatt« primäres Entoderm, welche beide dem »animalen« und »vegetativen Blatte« VON BAER'S (l. c. p. 42, oder dem »oberen« und »unteren Keimblatte« REMAK'S (l. c. p. 181) entsprechen. Primitiv nenne ich diese Keimblätter weil sie die ersten aus den Furchungselementen entstandenen Theile des Körpers repräsentiren und ferner im Gegensatz zu den secundären Keimblättern, die sich durch Theilung der primären Keimblätter bilden.

Wie oben gezeigt, nimmt die grösste Zahl der Autoren an, dass das mittlere Keimblatt aus dem unteren Keimblatte entstehe, es ist also das Mesoderm gerade wie der nach Abgabe des Mesoderm bleibende Rest des ursprünglichen unteren Keimblattes, der jetzt das secundäre Entoderm darstellt, ein »secundäres Keimblatt«. Auch das primäre Ectoderm zerfällt, wie schon bei Syngnathus gezeigt wurde und wie ich für Petromyzon im Folgenden darstellen werde, in zwei Schichten, eine äussere und eine innere, die dann entsprechend der eben gegebenen Auseinandersetzung, als secundäre Keimblätter zu bezeichnen wären. Das secundäre Ecto- und Entoderm steht also zum primären im Verhältniss einer unvollständigen Homologie.

Ich wende mich wieder zur Besprechung der weiteren Entwicklung der Petromyzon-Embryonen. Das Ei nimmt jetzt eine Birnenform an, ohne dass in der Zellanordnung im Innern wesentliche Veränderungen vor sich gegangen wären. Ich bemerke hier beiläufig, dass zu dieser Zeit die secundäre Keimböhle völlig angelegt ist.

Bald beginnt das spitze Ende, dem der RUSCONI'sche After nahe liegt, sich etwas zu verbreitern. Mitten auf diesem verbreiterten Ende entsteht eine seichte Einkerbung, die dicht über dem RUSCONI'schen After beginnend, in eine in der Längsrichtung des birnenförmigen Eies über seine halbe Peripherie verlaufende Rinne sich fortsetzt.

Zur besseren Verständlichkeit verweise ich hier auf die von SCHULTZE (l. c.) seiner Abhandlung beigelegten Abbildungen des sich entwickelnden Petromyzoneies. Ich citire besonders auf Taf. II die Figuren 4, 4<sup>a</sup>, 5 und 6<sup>a</sup>, sowie auf Taf. III die Figuren 1, 1<sup>a</sup>, 1<sup>b</sup>, 2 und 3. Diese Rinnenbildung erfolgt etwa am 6.—7. Tage<sup>1)</sup> nach der Befruchtung.

Bald entsteht die erste Embryonalanlage, indem vom RUSCONI'schen After beginnend, die eben erwähnte Rinne auf seiner Mitte

<sup>1)</sup> Auf den zeitlichen Verlauf der Entwicklung ist die Temperatur des Wassers, in dem sich die Eier befinden, von grossem Einfluss. Bei mir hatte das Wasser 12° C. im Mittel.

tragend, ein niedriger Wulst sich erhebt. Sowie derselbe sich deutlich vom Ei abgrenzt ist die seichte Furche in eine schmale, dabei tiefere und so leichter sichtbare Rinne übergegangen. Diese Rinne, die Medullarrinne, setzt sich bis in die als RUSCONI'schen After bezeichnete Stelle fort und an dieser Stelle ist Medullarrohr und Darmrohranlage verbunden. Nach dem baldigen Schlusse der ersteren ist noch auf Längsschnitten eine durch einen soliden Zellstrang gebildete Verbindung beider Anlagen zu erkennen.

Dieses Verhalten der Medullarrinne entspricht den von KOWALEWSKY bei der Beobachtung der Entwicklung der Störe (l. c.) und neuerdings von demselben Autor auch bei *Amphioxus* (l. c.) erhaltenen Befunden (vergl. auch BALFOUR l. c.)

An einem und demselben mit kurzen Unterbrechungen eine Zeitlang beobachteten Ei kann man bemerken, dass diese Rinne nur ganz kurze Zeit, etwa 2—4 Stunden, sehr deutlich sichtbar ist. Mit dem Erheben der Embryonalanlage als einer schmalen Leiste und dem Hervortreten des zuletzt zur Entwicklung gekommenen Vordertheiles derselben, ist die erwähnte Rinne vollständig verschwunden, nur eine einfache zarte Linie deutet noch für die nächsten 10—12 Stunden den Ort an, an welchem die der Medullarrinne der höheren Wirbelthiere homologe Rinne bestanden hatte.

Senkrechte Durchschnitte durch die Embryonalanlagen von Eiern, welche etwa das zuerst beschriebene Entwicklungsstadium vor der Bildung der Medullarfurche erreicht haben, geben folgendes Bild: Eine einfache Schicht grosser fast quadratischer Zellen des primitiven Ectoderm umgibt das ganze Ei. Nach innen davon, scharf von demselben geschieden, bemerkt man das von einer Schicht grosser unregelmässiger Zellen gebildete primäre Entoderm (Fig. 7).

Beiderseits der Stelle, wo über der fast zum Verschwinden gebrachten secundären Keimböhle die dort besonders grossen Zellen des primären Ecto- und Entoderm zusammenstossen, beginnen die Zellen des Entoderm sich zu theilen. Das Resultat dieser Theilung ist die Bildung des Mesoderm und des secundären Entoderm. Letzteres formt stets eine geschlossene, meist aus grösseren Zellen als die des Mesoderms, bestehende Grenze gegen die in der Mitte des Eies gelegenen Furchungselemente, welche wie oben bemerkt, zum Nahrungsmaterial verwendet werden (Fig. 7 Do).

Ueber der secundären Keimböhle ist das Ectoderm mit dem primitiven Entoderm in unmittelbarer Berührung, denn die dort befindlichen Zellen dieses Keimblattes haben sich nicht in Mesoderm und



secundäres Entoderm getheilt (Fig. 7 u. 8). Der Beweis, dass das Mesoderm nur durch Theilung des primären Entoderm in secundäres Entoderm und Mesoderm sich bildet, ist leicht zu führen:

Wie bereits erwähnt bildet das primäre Ectoderm schon in der zweiblätterigen Anlage des Embryo eine scharf gegen das primäre Entoderm abgegrenzte Zellschicht. In einem etwas späteren Stadium findet sich das primäre Entoderm seitlich der jetzt auftretenden Rückenfurche mehrschichtig angelegt und es bildet besonders dessen untere Zellenlage eine gegen die übrigen schärfer abgesetzte Schicht, das secundäre Entoderm. Die zwischen diesem und dem primären Ectoderm befindlichen Zellen stellen das Mesoderm dar. Im Bereiche des seitlich der Medullarfurche gelegenen Theiles des primären Entoderms hat also eine Differenzirung stattgefunden, deren Resultat die Bildung des secundären Entoderms und des Mesoderms ist.

Diesen Beobachtungen zufolge entwickelt sich bei *Petromyzon* das Mesoderm einzig und allein aus Zellen des primitiven Entoderm (vergl. Fig. 7 u. 8). Querschnitte durch Embryonen, die den Beginn der Rückenfurchenbildung (*Ru*) zeigen, lassen folgende Zellengruppirung erkennen. Nach aussen findet sich eine einfache Zellenlage, welche das Ectoderm vorstellt, die an der der Rückenfurche entsprechenden Stelle eine seichte Einbuchtung nach innen erkennen lässt. Unter dieser Einbuchtungsstelle befinden sich die grossen sich nicht durch Zellentheilung in Mesoderm und secundäres Entoderm differenzirt habenden Zellen des primitiven Entoderm. Dieselben hängen mit dem secundären Entoderm continuirlich zusammen (Fig. 7 u. 8). Seitwärts von den etwas nach innen vorgebuchteten Ectodermzellen befindet sich die ein- bis zweifache Lage der kleinen Mesodermzellen. Letztere Zellenlage wird bald mehr als zweischichtig, welche Zellvermehrung wohl auf eine stattfindende weitere Zelltheilung zurückzuführen ist. Die im Bereiche der Rückenfurche liegenden Ectodermzellen werden mit der weiteren Entwicklung der Embryonalanlage gleichfalls verändert, sie beginnen sich in nach aussen befindliche kleine und innen an das primitive Entoderm und das Mesoderm angrenzende grössere Zellen zu theilen (Fig. 8 *ec*). Die Form der auf Querschnitten als eine Einbuchtung sich darstellenden Rinne wird durch diese Zelltheilung nicht verändert, dagegen buchtet sich, durch diesen Vorgang verdickt, das Ectoderm stärker gegen das primäre Entoderm vor.

Fassen wir diese Befunde zusammen, so ergibt sich, dass das infolge eines Differenzirungsprocesses aus dem primären Entoderm



entstandene Mesoderm mit dem Auftreten der Rückenfurche und der Erhebung der Embryonalanlage über die Eiperipherie, ein mehrschichtiges wird und der die Rückenfurche bildende Theil des Ectoderm, unter Zerfall in zwei Zellschichten, sich gegen das primäre Entoderm, in der Richtung auf das Centrum des Eies vorbuchtet.

Ein wenig weiter entwickelte Eier mit wulstförmig erhobener Embryonalanlage zeigen auf Querschnitten, dass die Rückenfurche tiefer geworden ist. Man bemerkt die im Grunde der Einbuchtung befindlichen Zellen des Ectoderm in zwei Schichten gesondert. Ein Vorgang, der oben nur im ersten Beginn besprochen wurde. Die Zellen stehen meist concentrisch gegen die Einbuchtung gerichtet (es war dies schon früher in Fig. 8 zu bemerken) und andererseits bildet sich eine starke Prominenz gegen das Entoderm (Fig. 9).

Es hat sich also das Ectoderm im Bereich des medianen Theiles der Embryonalanlage in zwei Zellschichten, eine innere und eine äussere differenzirt (Fig. 9 ee). Die Theilung der Zellen des primären Ectoderm geht auch lateral von der Rückenfurche eine Strecke weit vor sich. Wir haben also (vergl. Fig. 9) im Bereiche der Rückenfurche im Ectoderm zwei Zellschichten, von denen die eine innere einfach als Fortsetzung der den ganzen Embryo überziehenden primären Ectodermischiicht erscheint; sie grenzt nach innen an das Mesoderm und unter der Rückenfurche an das primäre Entoderm. Ausser von dieser Schicht liegt im Bereich genannter Furche eine zweite Schicht, deren Entstehung aus dem primären Ectoderm ausführlich geschildert wurde. Diese Schicht bildet den Boden der Rückenfurche und geht sogar an deren tiefster Stelle oft schon eine Strecke weit ins Innere der beschriebenen Ectodermvorbuchtung hinein. In diesem Fall stossen die Zellen dieser Schicht an einander und geben ihre Berührungsflächen, wie man auf Querschnitten gut bemerken kann, das Bild einer scharfen meist geraden Linie. Es ist also im Bereiche der Rückenfurche das primitive Ectoderm in zwei secundäre Schichten zerfallen. Dieses Verhalten lässt sich sehr leicht mit dem gleichen Verhältniss von *Syngnathus* zusammenhalten. Hier bei *Petromyzon* ist diese Zellanordnung entsprechend der geringeren Zahl aber bedeutenderen Grösse der einzelnen Elemente leichter zu beobachten.

Das wesentliche dieses Befundes ist auch hier die Thatsache, dass Zellen der äussern Schicht des Ectoderm in die Bildung des Bodens der Medullarfurche, und wie ich weiter zeigen werde in den Aufbau des Medullarrohres eingehen.

Mit der Weiterentwicklung der Embryonalanlage vermehren sich die Zellen des Ectoderm im Bereiche der Rückenfurche, besonders die äussere Schicht ist hiervon betroffen, welcher Vorgang wohl das Resultat einer Zelltheilung ist.

Es stellt auch hier bei *Petromyzon*, ganz wie oben bei *Syngnathus* beschrieben wurde, dieser nach innen vorgebuchtete verdickte Theil des Ectoderm die erste Anlage des Medullarrohrs dar.

Zur Illustrirung der Aenderungen in den Zellverhältnissen im Ectoderm verweise ich hier ganz besonders auf die Vergleichung der Figuren 9 und 10. In der letztgenannten Figur kann man sehen, dass die in der Mitte der soliden Medullarrohranlage befindlichen zwei Reihen von Zellen der äusseren Schicht des Ectoderm bis nahe an die Grenze dieses Keimblattes gegen das primäre Entoderm herabreichen und dass dieselben aus 7 bis 8 Zellen jederseits gebildet werden.

Die als Anlage des Medullarrohrs erscheinende Prominenz des Ectoderm gegen das primäre Entoderm wird in diesem Stadium (Figur 10) vorwiegend durch die zwischen die innere Schicht des oberen Keimblattes hinabreichenden, die äussere Schicht des genannten Keimblattes repräsentirenden Zellreihen gebildet.

Die erste Anlage des Rückenmarkes stellt somit auch bei *Petromyzon* einen soliden Strang dar, der unten kielförmig vorspringt und nach aussen mit dem Ectoderm noch in innigster Verbindung sich befindet.

Querschnitte durch Embryonalanlagen, bei denen die Medullarrinne nur noch durch eine feine Linie angedeutet ist (SCHULTZE l. c. Fig. 1<sup>b</sup> und 2 Taf. III), zeigen das fast völlige Verstrichensein derselben, dagegen sieht man manchmal, dass die obersten zwei bis drei Zellen, die von der äusseren Schicht des Ectoderm in die solide Anlage des Rückenmarkes hineingewuchert sind, von einander weichen. Dieser letztgenannte Zustand besteht nur ganz kurze Zeit. Die Zellen schliessen sich wieder an einander und die Medullarfurche verstreicht völlig. Betrachtet man Schnitte durch die in Gestalt eines schmalen Wulstes erhobene Embryonalanlage, so bemerkt man, dass die seitwärts der Rückenmarksanlage befindlichen Zellen des Mesoderm sich an Zahl vermehrt haben. Während früher an genannter Stelle das Mesoderm nur 3—4 schichtig war (Fig. 10), ist es jetzt (Fig. 11) in ein 6—7 schichtiges übergegangen. Diese Zellvermehrung in dem seitlich der Medullarrohranlage befindlichen Theil des Mesoderm bewirkt eine Abdrängung genannter Organanlage von dem die Ober-

fläche der Embryonalanlage überziehenden Ectoderm. Zur Illustrirung dieses Vorganges führe ich besonders die schon erwähnten Figuren 11 und 12 an.

Mit der Erhebung des Kopftheiles des Embryo von dem Eie ist die Abschnürung der Rückenmarksanlage vollendet (Fig. 13).

Es überzieht jetzt das Ectoderm in einfacher Schicht die Oberfläche des Embryo. Das Rückenmark stellt einen soliden Strang dar, in dessen Mitte sich zwei mehr oder weniger regelmässig angeordnete Zellenreihen befinden, die von der äusseren Schicht des Ectoderm abstammen und um welche die übrigen Zellen der Rückenmarksanlage concentrisch angeordnet sind (Fig. 13).

Zu dieser Zeit ist die Bildung der Chordaanlage vollendet: auch die erste Anlage des Darmrohres ist sichtbar.

Das Lumen der secundären Keimböhle geht in das, des sich bildenden Darmrohres über, indem ersteres von dem durch seitliche Zellwucherung vorgestülpten Entoderm zu einem Rohre geschlossen wird (Fig. 15).

Jetzt beginnt ganz wie bei *Syngnathus* ein Auseinanderweichen der im Innern der Medullarrohranlage befindlichen zwei Zellreihen (Fig. 14).

Gleichzeitig mit der Differenzirung des Kopftheiles des Embryo ist der Medullarcanal fertig gebildet. Die das Medullarrohr zusammensetzenden Zellen haben sich vielfach getheilt und umgeben sehr regelmässig angeordnet den Medullarcanal.

Bald stellt die Rückenmarksanlage ein auf dem Querschnitt ovales Rohr dar (Fig. 15), dessen innerste, das langovale Lumen begrenzende Zellschicht, wie oben ausführlich dargelegt, von der äusseren Schicht des primären Ectoderm abstammt.

Wie aus diesen Beobachtungen sich ergibt, erfolgt bei den Petromyzonten ganz wie bei *Syngnathus* die Bildung des Medullarrohres durch Abschnürung des im Bereich der Rückenfurche gelegenen Theiles des Ectoderm durch das Mesoderm, und die äussere wie die innere Schicht des erstgenannten Keimblattes geht in seine Anlage ein. Die äussere Schicht bildet nach Schluss und Ausbildung des Medullarrohres dessen innerste Auskleidung.

In gewissem Grade steht die Entwicklung des Medullarrohres bei Petromyzon im Gegensatz zu der Entwicklung dieses Organes bei allen übrigen Vertebraten mit Ausnahme von Amphioxus und den Selachiern.

Es bildet sich, wie eben beschrieben wurde, bei Petromyzon das Medullarrohr aus dem primitiven Ectoderm, indem dieses nur im Bereich der genannten Organanlage in eine äussere und eine innere Schicht zerfällt, die aber beide vollständig in die Bildung des Medullarrohres eingehen, während bei den übrigen höheren Vertebraten schon lange vor der Bildung der Medullarrinne das Ectoderm zwei oder mehrschichtig angelegt ist. Allein dieser Gegensatz ist nur ein scheinbarer, da ja auch bei den übrigen Vertebraten das zweischichtige Ectoderm aus einem einschichtigen sich entwickelt<sup>1</sup>. Bei Petromyzon erfolgt diese Differenzirung des einschichtigen Ectoderm zuerst nur im Bereich der Medullarrohranlage und erst mit Umbildung des Embryo zu der frei schwimmenden Larve geht die einschichtige, die gesammte Oberfläche bedeckende Zellenlage in eine mehrschichtige über. An diese durch die vorliegende Untersuchung erhaltenen Befunde schliesst sich das von BALFOUR bei den Selachiern und von KOWALEWSKY bei der Amphioxusentwicklung enthaltene Resultat ohne weiteres an, indem bei Selachiern die Differenzirung des die Medullarrohranlage bildenden Ectoderms in zwei Schichten erst mit Schluss des genannten Rohres erfolgt und bei Amphioxus das schon geschlossene Medullarrohr noch eine Zeitlang aus einer einzigen vom primitiven Ectoderm abstammenden Zellschicht gebildet wird.

Ich wende mich nun zu der Vergleichung der von anderen mitgetheilten Ansichten über die Bildung des Medullarrohres mit den Ergebnissen meiner Untersuchung. Alle Beobachter haben das Auftreten einer Rückenfurche constatirt und Alle stimmen darin überein, dass dieselbe nur kurze Zeit vorhanden ist. Ueber die von v. BAER, VOGT, LEREBoullet und KUPFFER vorgeführten Ansichten, die nur nach Beobachtung des Entwicklungsvorganges von der Eioberfläche aus ohne Controlle durch Schnittserien aufgestellt wurden, brauche ich mich nicht weiter auszusprechen.

Eingehender muss ich die von SCHAPRINGER, WEIL und vor allem von OELLACHER beschriebene Bildungsweise des Rückenmarkes mit den von mir gewonnenen Befunden zu vergleichen suchen.

Besonders die Angaben des letztgenannten Autors verdienen, da sie auf sehr eingehende und fleissige Untersuchungen gestützt sind, eine ausführliche Besprechung. OELLACHER findet eine Medullarrinne, die von Zellen der äussern Schicht des Ectoderm aus-

<sup>1</sup>) A. GÖTTE. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. X. 1874 pag. 145 Taf. XI.



gekleidet ist: diese Rinne verstreicht nach ihm sehr bald wieder, ohne dass die oben erwähnte Zellschicht zur Bildung des ursprünglich soliden Rückenmarkes beitrage. Wenn ich seine Figuren (l. c.) z. B. Taf. II Figur V 1 u. 3, VI 3 u. 5, ferner Taf. III Fig. VI 3 u. 6, VII 3 u. 4 ff. betrachte, so machen dieselben den Eindruck, als wenn die Zellen in diesen Figuren theilweise sehr schematisch eingezeichnet seien. Andererseits scheint mir, dass OELLACHER, den Fall angenommen, dass die gegebenen Abbildungen getreue Copieen von Querschnitten sind, nicht immer seine Befunde in der richtigen Weise gedeutet hat. Ich verweise hier z. B. auf die Figuren IV 3 Taf. II. Die Oberfläche der Embryonalanlage überzieht eine Schicht schmäler platter Zellen, unter dieser folgt seitlich der Rückenfurche eine mehrschichtige Lage vieleckiger Zellen, die in der untersten Schicht grösser, und regelmässig gegen das Mesoderm angeordnet sind. Unter der Rückenfurche sehen wir den Querschnitt des mehrfach erwähnten Ectodermkiesels und in dessen Mitte finden sich 2 aus schmalen platten Zellen zusammengesetzte Reihen, deren Berührungsflächen das Bild einer scharfen Linie geben. So die Beschreibung der Abbildung! Entspricht dieselbe einem Querschnitte, so findet sich in demselben dieselbe Zellgruppierung wie ich sie oben ausführlich beschrieben und in Fig. 2 u. 3 auch abgebildet habe. Die citirte Figur IV 3 ist direct neben die von mir gegebene zu stellen und spricht der Befund in dem dazu gehörigen Präparat ganz für die von mir vorgetragene Bildungsweise des Medullarrohres der Teleostier.

OELLACHER hat dann, als er einmal angenommen hatte, dass das Medullarrohr der Knochenfische sich in anderer Weise als das der übrigen Vertebraten entwickle, nothgedrungen zu der Ansicht kommen müssen, dass der Centralcanal durch ein Verflüssigen oder Zugrundegehen von Zellen im Innern der soliden Anlage des Rückenmarkes entstehe. Da der Autor angibt, dass die äussere Schicht des Ectoderm continuirlich die Oberfläche des Embryo überzieht und nicht in den, von der innern Schicht des Ectoderm gebildeten Kiel sich einsenkt, so verneint er auch, dass diese äussere Schicht genannten Keimblattes zur Bildung des Medullarrohres beiträgt. — GÖTTE'S (l. c.) vermuthungsweise ausgesprochene Ansicht, dass der Medullarcanal nur der Rest der durch Seitendruck zu Grunde gegangenen Rückenspalte sei, ist ohne Mittheilung der Untersuchungen, auf welche diese Ansicht basirt ist, gegeben worden und entzieht sich dadurch einer Beurtheilung.

Wie OWSJANNIKOW (l. c.) in seiner vorläufigen Mittheilung dazu kömmt bei *Petromyzon* die Entwicklung des Centralcanales in derselben Weise zu beschreiben, wie wir dieselbe von den höheren Wirbelthieren kennen, ist mir unverständlich: gerade bei *Petromyzon* ist der von mir bei der Entwicklung des Centralcanales der Knochenfische beschriebene Entwicklungsmodus für die Betheiligung der äussern und inneren Zellschicht des Ectoderm an der Medullarrohrbildung so klar wie nur möglich zu beobachten. Es bleibt mir daher nur die Annahme, dass dieser Forscher sich durch die Beobachtung der äusserlich, wenn auch nur sehr kurze Zeit, aber ganz deutlich sichtbaren Medullarrinne und deren baldigen Schluss zu seinen Angaben verleiten liess. Denn durch die Untersuchung von Schnittserien würde ihm der von mir dargestellte Entwicklungsmodus nicht entgangen sein.

Es erübrigt nur noch in kurzem den Verlauf der Entwicklung des Rückenmarkes und seines Centralcanales bei den Teleostiern und *Petromyzonten* zusammenzufassen und ihn mit der Entwicklung des gleichen Organes bei den einen andern Modus zeigenden Wirbelthieren im Zusammenhang zu betrachten.

Bei diesen kommt es zur Bildung einer Medullarrinne, die sich durch Empor- und Ueberwachsen ihrer Ränder zum Centralcanal schliesst.

Bei den *Petromyzonten* und Teleostiern (*Lophobranchiern*) besteht gleichfalls anfänglich eine Rückenfurche und ich glaube, dass die Constatirung dieser Thatsache von grossem Belang ist, nur ist hier die Schliessung der Medullarrinne nicht in dem gleichen Grade sichtbar indem eine Modification des Schliessungsactes eintritt.

Wie ich oben auseinander gesetzt habe sind die im Innern der soliden Medullarrohranlage befindlichen zwei Zellschichten als Abkömmlinge der äusseren Schicht des Ectoderm anzusehen und zwar liess sich besonders bei *Petromyzon* die Bildung dieser Schicht im Bereiche der Rückenfurche auf das deutlichste beobachten. Da nun die äussere Schicht des Ectoderm die Rückenfurche auskleidet und die von dieser abstammenden Zellen (bei *Petromyzon* geht sie in toto in das Medullarrohr ein) in den im Innern der soliden Medullarrohranlage sich findenden zwei Zellschichten wieder zu erkennen sind, so entspricht ein etwa zwischen ihnen auftretendes Lumen der Rückenfurche. Daraus folgt, dass der Vorgang, durch welchen die im Innern der soliden Medullarrohranlage befindlichen zwei Zellschichten von der Oberfläche an ihren jetzigen Ort gelangt sind, direct dem Engerwerden der Me-

dullarrinne durch Emporwachsen ihrer Ränder, wie wir diesen Vorgang von der Bildungsweise des Medullarrohres der höhern Wirbelthiere kennen, entspricht.

Die Abschnürung des Medullarrohres erfolgt dagegen ganz wie bei den übrigen Wirbelthieren durch Wucherungen des Mesoderms. Ist diese Abschnürung vollendet, so stellt sich durch das Auseinanderweichen der erwähnten zwei Zellschichten, die von der äusseren Schicht des Ectoderm abstammen, das Lumen der Medullarrinne, die nur zu einem Rohre geschlossen ist, wieder her.

Die Entwicklung des Rückenmarkes und seines Centralcanales ist bei den Teleostiern und Petromyzonten also keineswegs fundamental von der bei den übrigen Wirbelthieren beobachteten Entwicklungsweise verschieden. Auch bei diesen beiden Abtheilungen der Vertebraten stammen die den Medullarcanal begrenzenden Zellen von der äusseren Schicht des Ectoderm.

Ich wende mich nun zur Besprechung der Bildungsweise der Chorda dorsalis bei den von mir untersuchten Fischen. Wie schon oben bei Beschreibung der Bildung des Medullarrohres der Lophobranchier angeführt, war es mir bei diesen nicht möglich, die Frage, ob die Chorda sich aus dem mittleren oder unteren Keimblatte entwickle, zu lösen. Es ergaben sich wohl Querschnittsbilder, die für eine ausschliessliche Betheiligung des Entoderm sprachen, allein beweisend war keines.

Glücklicher war ich bei Untersuchung der Entwicklung von Petromyzon. Hier gelang es mir die Bildungsweise der Chorda von ihrer ersten Anlage an genau zu verfolgen. Die bei Besprechung der Medullarrohrentwicklung hervorgehobenen Zellenverhältnisse, die relativ geringe Zahl und bedeutende Grösse der Elemente in der betreffenden Zellregion, ermöglichten den ganzen Verlauf der Chorda-Entwicklung hier auf das klarste zu beobachten. Ich beginne mit der Beschreibung des sich durch eine fast überall einschichtige Anlage des primären Ecto- und Entoderms auszeichnenden Entwicklungsstadiums. Es ist dasselbe Stadium, welches den Beginn der Rückenfurchenbildung erkennen lässt und bei welchem sich das mittlere Keimblatt durch Zelltheilung vom ursprünglichen unteren Keimblatt, dem primitiven Entoderm abzuspalten beginnt (Fig. 7).

Auf einer Serie von Querschnitten bemerkt man, dass die 7—8 Entodermzellen, die unter dem sich zur Anlage des Rückenmarkes



umbildenden Ectoderm liegen, schmaler werden und dabei sich etwas verlängern. (Vergleiche Figuren 7, 8 und 9.) Unterdessen schreitet die Mesodermbildung durch Theilung des primitiven Entoderm weiter fort. Dieser Vorgang beschränkt sich jedoch auf die lateralen Theile der Embryonalanlage. In dem medianen Theil, also unterhalb der Medullarrohranlage, findet ein anderes Verhalten statt. Die hier befindlichen Zellen des primären Entoderms lassen niemals eine Sonderung in Mesoderm und secundäres Entoderm erkennen.

Mit der weiteren Ausbildung des mittleren Keimblattes hat sich das primitive Entoderm gewissermassen in drei Theile gesondert: in das Mesoderm, in das secundäre Entoderm und in die unter der Rückenmarksanlage befindlichen Zellen, welche noch das primäre Entoderm darstellen. Aus diesen Zellen geht die erste Anlage der Chorda dorsalis hervor. Sie bilden eine, etwa 6—8 Zellen in der Breite habende, einfache Schicht, die der Längsrichtung der Embryonalanlage folgend unter dem als Medullarrohranlage beschriebenen Ectodermkiel sich befindet. Nach oben grenzt diese Zellenlage an den medialen Theil des Ectoderm, nach den Seiten an das Mesoderm und das secundäre Entoderm (Fig. 9) und sie selbst bildet die Decke der secundären Keimböhle. Die Zellen dieser Chordaanlage selbst sind hoch und schmal mit grossem, deutlichen Kern, scharf gegen das Ectoderm und Mesoderm abgegrenzt. In der Umgebung dieser Zellschicht geht nun, wie man auf Querschnitten von nur um wenig älteren Embryonen bemerken kann, eine Veränderung vor sich. Man kann leicht beobachten, dass die, beiderseits der in die Chordaanlage eingehenden Zellen, befindlichen Zellen des secundären Entoderm eine schräge Richtung gegen das nach unten der Keimböhle zugewandte Ende der ersterwähnten Zellen einnehmen.

Der Beginn dieser Aenderung in der Zellgruppierung ist schon in Figur 9 zu sehen, besser, weil weiter vorgeschritten, zeigt Figur 10, diesen Vorgang. Hier sind schon Zellen des secundären Entoderm unter die nun die Chordaanlage bildenden Zellen hingewuchert, doch nehmen die mittelsten 3 Zellen der Chordaanlage noch an der Bildung der Keimböhle mit ihren nach unten gerichteten Enden Theil.

Die die Chordaanlage bildenden Zellen werden mit der weiteren Entwicklung immer länger und schmaler, während die unter ihnen hinwuchernden Zellen des secundären Entoderm meist sehr klein sind und auf Schnitten eine quadratische Form zeigen (Fig. 11).

Fassen wir diese Befunde zusammen, so ergibt sich die That-



sache, dass der unter der Medullarrohranlage befindliche Theil des primären Entoderm nicht in Mesoderm und secundäres Entoderm zerfällt, dass aber diese Zellen von den Seiten her durch darunter Hinwuchern von Zellen des secundären Entoderms von der Keimhöhle abgeschnürt werden.

An günstigen Querschnittsserien von Embryonen dieses Stadiums kann man o't die ganze Chordaentwicklung von der ersten Anlage bis zur vollendeten Abdrängung oder Abschnürung derselben durch Zellen des secundären Entoderms verfolgen. Immer sind die die Chordaanlage bildenden Zellen scharf vom oberen, mittleren und secundären unteren Keimblatt abgegrenzt.

Auf Querschnittsbildern mit völlig abgeschnürter Chordaanlage sieht man, wie die Zellen derselben sich zu theilen beginnen und dabei sich concentrisch gegen einander gruppiren. Ich verweise hier auf die Figur 12. Die Zellen der Chordaanlage sind kleiner geworden und bilden nicht mehr wie früher eine einfache Lage, sondern erscheinen in mehrschichtiger Anordnung.

Oft bemerkt man bei fast vollendeter Chordaanlage nur zwei ganz schmale Zellen unter derselben (Fig. 14), andererseits ist oft zu sehen, dass zu einer Zeit, wo unterhalb der Chordaanlage eine Schicht grosser Zellen des secundären Entoderms sich befindet, die Zellen der genannten Organanlage ungetheilt in der ursprünglichen Anordnung sich noch erhalten haben (z. B. Figur 11). Die Chordaanlage stellt also, nachdem sie durch das secundäre Entoderm von der Keimhöhle abgetrennt ist, einen unter der Medullarrohranlage befindlichen soliden Strang vor, dessen Zellen meist concentrisch gegen die Längsaxe gerichtet sind. Dieses Stadium der Entwicklung der Chordaanlage trifft zeitlich mit der Abschnürung des Medullarrohres zusammen (Fig. 13). Mit dem Auftreten des Centralcanales in der Rückenmarksanlage beginnt die Schliessung des Darmrohres und man sieht auf Querschnitten, wie zwischen die Chordaanlage und das secundäre Entoderm eine Schicht Mesodermzellen eingewuchert ist (Fig. 15).

Aus diesen Beobachtungen geht hervor, dass die Chorda dorsalis bei den Petromyzonten sich nicht aus dem Mesoderm, aber auch nicht aus dem secundären Entoderm bildet, sondern dass sie sich aus dem noch nicht durch Beitrag zur Bildung des Mesoderm differenzirt habenden Entoderm, dem deshalb als primitives Entoderm bezeichneten Keimblatte bildet.

Ehe ich mich zum Vergleiche dieses Befundes mit den Angaben

der Autoren über die Bildungsweise der Chordaanlage bei anderen Wirbelthieren wende, muss ich noch Einiges über die Entwicklung der Chorda dorsalis bei den Batrachiern mittheilen. Mein Freund, Dr. MAX FÜRBRINGER, Prosector dahier, theilte mir während der Abfassung vorliegender Arbeit mit, dass er bei der Untersuchung von Froschembryonen Schnitte erhalten habe, die eine Abstammung der Chorda aus dem unteren Keimblatte vermuthen liessen. Angeregt durch diese Mittheilung und die Befunde meiner Untersuchung der Entwicklung dieser Organanlage bei Petromyzon, untersuchte ich Embryonen früher Stadien von Rana und Bombinator und es gelang mir eine Reihe von Schnittserien zu erhalten, die FÜRBRINGER's Vermuthung absolut als feststehende Thatsache erwiesen. Ich theile die Ergebnisse dieser Untersuchung im Folgenden mit <sup>1)</sup>.

Untersucht man Schnitte aus dem hintersten Theil eines Embryo von Rana von 1,3 Mm. Länge, der in seinem vorderen Theile die erste Anlage der Chorda erkennen lässt, so sieht man, dass im hintersten Theil des Embryo noch nicht einmal die Differenzirung in die drei Keimblätter erfolgt ist.

Unter dem mehrschichtigen Ectoderm finden sich die Zellen des noch nicht in Mesoderm und Entoderm differenzirten ursprünglichen unteren Keimblattes in mehrfacher Lage.

Betrachtet man in dieser Serie Schnitt für Schnitt in der Richtung nach vorn fortschreitend, so bemerkt man wie die unter der Medullarrohranlage befindliche Zellenmasse sich seitlich abzugrenzen beginnt (Fig. 16). Auch auf Schnitten von Bombinator sind diese ersten Sonderungsvorgänge sehr deutlich zu sehen. Hier ist die an diesem Vorgange betheiligte Anzahl der Zellen geringer als bei Rana, und in Folge dessen wird die Differenzirung leichter wahrnehmbar (Fig. 21 A 21 B).

Die seitliche Abgrenzung der genannten Zellenmassen wird beim Verfolgen der Schnittserie des oben erwähnten Embryo von Rana, weiter nach vorn zu, mit der nun infolge Theilung des Entoderm auftretenden Mesodermbildung immer deutlicher. Zu gleicher Zeit bemerkt man, dass diese Zellmasse continuirlich mit dem sich jetzt bildenden secundären Entoderm zusammenhängt, in dieses sich direct

---

<sup>1)</sup> Als Material dienten mir Embryonen von Rana temporaria und Bombinator igneus; dieselben waren in 1% Chromsäure durch 12—16 stündiges Einlegen und nachherigem Aufbewahren in Alkohol von 90% gehärtet worden. Vor dem Einbetten und Schneiden wurden die Embryonen in ammoniakalischer Carminlösung gefärbt.

fortsetzt. In Fig. 16 sehen wir unter dem mehrschichtigen Ectoderm das primäre Entoderm in dicker Schicht liegen. Man kann aber auf diesem Bilde, welches die getreue mit der Camera gezeichnete Copie eines Querschnittes von *Rana* gibt, die seitliche Abgrenzung der später in die Chordaanlage eingehender Zellen von dem in Bildung begriffenen Mesoderm beobachten. Ueber der Keimhöhle (*k*) und seitlich der in die Chordaanlage übergehenden Zellen trennt sich das primitive Entoderm in secundäres Entoderm (*ens*) und das Mesoderm (*me*). In Figur 17 findet man den in Figur 16 in seinen ersten Stadien dargestellten Differenzirungsprocess weiter fortgeschritten. Die Trennung des Ectoderms vom Mesoderm, und die des letztern vom secundären Entoderm und den später zur Bildung der Chordaanlage verwendeten Zellen des primitiven Entoderms (*ench*) ist hier sehr deutlich zu sehen.

Die erwähnte seitliche Abgrenzung wird immer schärfer, die ganze Erscheinung macht den Eindruck, als wenn das secundäre Entoderm gegen die Medullarrohranlage zu, ähnlich wie BALFOUR (l. c.) diesen Vorgang von Selachier-Embryonen abbildet, eingebuchtet sei. Hat man aber Schnitt für Schnitt betrachtet, so sieht man, dass diese von mir als Abtrennungsvorgang beschriebene Differenzirung keineswegs das Resultat einer Einbuchtung des secundären Entoderms ist, sondern dass diese Zellenmasse den nicht in Mesoderm und secundäres Entoderm sich theilenden Rest des primitiven Entoderms repräsentirt, der mit dem secundären Entoderm sich noch seitlich im Zusammenhange befindet.

Diese Zellenmasse stellt, wie erwähnt, die Chordaanlage dar. Die sie zusammensetzenden Zellen beginnen jetzt, wie man auf Schnitten, die aus dem weiter nach vorn gelegenen Theil des genannten Embryo entnommen sind, wahrnehmen kann, sich regelmässiger anzuordnen, was besonders die an das Meso- und Ectoderm anstossenden betrifft. Ich verweise hier auf Figur 18 und 20 (letztere ist von Bombinator). Auf den noch weiter nach vorn gelegenen Querschnitten bemerkt man die Zellen des Mesoderm vermehrt und gegen die Stelle, wo die Chordaanlage mit dem secundären Entoderm zusammenhängt, vorgebuchtet. Durch diesen Vorgang wird die Chordaanlage vom secundären Entoderm abgeschnürt, indem zu gleicher Zeit letzteres unter der Chordaanlage hinwächst und so deren allseitige Isolirung bewirkt. Die Zellen der Chordaanlage ordnen sich jetzt concentrisch gegeneinander und damit ist die Chordaanlage in ein ferneres Stadium der Sonderung eingetreten. Diesen letztangeführten Befund erläutert Figur 19. Hier ist die er-

wähnte Organanlage von Mesoderm und secundärem Entoderm scharf gesondert, und letzteres bildet in continuirlicher Schicht die Grenze der Embryonalanlage gegen die Keimhöhle.

Auf Querschnitten, welche den Abschluss der Chordabildung zeigen, bemerkt man, dass auch das Medullarrohr sich geschlossen hat (Fig. 19 *md*), so dass also auch bei den Batrachiern für die Chorda und die Medullarrohrbildung, ganz wie dies schon bei der Entwicklung von *Petromyzon* beschrieben wurde, ein zeitlicher Parallelismus der Entwicklung wahrzunehmen ist.

In beiden Batrachiergattungen nimmt also die Chorda ihre Entstehung aus dem sich nicht in Mesoderm und secundäres Entoderm differenzirenden Theil des primitiven inneren Keimblattes.

Ich fasse diese Befunde zusammen und vergleiche sie mit den hierher bezüglichen Angaben anderer Autoren. Was zunächst BALFOUR betrifft, so scheinen dessen Abbildungen selbst in seiner ausführlichen Arbeit (l. c.) etwas schematisch gehalten, so dass man sie schwer in anderer Weise als er es thut interpretiren kann. Allein die ausführliche Beschreibung der Vorgänge spricht mehr für die von mir vorgebrachte Ansicht, dass die Chorda sich nicht aus dem primitiven Entoderm bilde. Es wird nämlich eine mediale Verbindung des Ectoderm mit dem primitiven Entoderm zu einer Zeit angeführt<sup>1)</sup>, wo das seitlich dieser Verbindung befindliche ursprüngliche untere Keimblatt (primitives Entoderm) sich in Mesoderm (Mesoblast) und secundäres Entoderm (Hypoblast) spaltet. Daraus geht mit Evidenz hervor, dass der nicht in Mesoderm und secundäres Entoderm zerfallende, medial mit dem Ectoderm in Berührung sich befindende Theil des ursprünglichen unteren Keimblattes, aus welchem BALFOUR die Chorda hervorgehen lässt, nicht dem secundären Entoderm (seinem Hypoblast) gleichwerthig sein kann. Allerdings lässt er die gegen das Ectoderm vorgebuchteten Zellen des Entoderm sich theilen und die obere Schicht die Chordaanlage bilden. Die

<sup>1)</sup> BALFOUR sagt (Nr. 1 l. c.) pag. 341 »that beneath the medullary groove the epiblast and hypoblast were not separated by any interposed mesoblast«. Und dann auf pag. 342, nachdem er angeführt, dass die Chorda »a true hypoblastic Structure« ist, sagt er: »That the notochord becomes separated from the hypoblast after the latter has acquired its typical structure, and differs in that respect from the two lateral sheets of mesoblast, which are formed coincidentally with the hypoblast by a homogeneous mass of cells becoming differentiated into two distinct layers.«



untere Schicht bildet gemeinsam mit den seitlich davon gelegenen Zellen des Hypoblast, des secundären Entoderms, die Grenze der Embryonalanlage gegen die Dottermasse. In Berücksichtigung des zuletzt angeführten muss ich jedoch zugeben, dass eine gewisse Differenz der von BALFOUR festgestellten Thatsachen mit meinen Befunden bei *Petromyzon* und den *Batrachiern* bestehen bleibt und dass ich nicht vermag jene Angaben ohne weiteres mit meinen Befunden in Einklang zu bringen. Dasselbe gilt von den von HENSEN<sup>1)</sup> (l. c.) bei dessen Beschreibung der Entwicklung des Kaninchens ausgesprochenen Ansichten.

Mit den Angaben anderer Autoren, wie REMAK, KÖLLIKER, GÖTTE u. A. bezüglich der Chordabildung bei den *Batrachiern* und Vögeln, und denselben von OELLACHER, RADWANER und SCHULTZ bei Beschreibung der Entwicklung der Bachforelle und des *Torpedo*, stehen meine Befunde bei *Petromyzon* und den *Batrachiern* in directem Widerspruch, indem ich bei diesen Thieren eine Entstehung des genannten Organes aus dem primitiven unteren Keimblatte constatiren konnte.

Was speciell GÖTTE's<sup>2)</sup> durch eine Anzahl Figuren auf Tafel III, IV und V (l. c.) illustrierte Angaben betrifft, so muss ich hier bemerken, dass aus jenen zwar sehr schön ausgeführten, jedoch mehr oder minder schematisch gehaltenen Zeichnungen keinesfalls eine genaue Wiedergabe des realen Befundes bei *Bombinator* zu entnehmen ist, in welcher Beziehung ich die bezüglichen Figuren GÖTTE's (Figur 58, 61, 62 auf Taf. III, Figur 67, 68, 74, 75 auf Taf. IV und Figur 83, 85, 86, 87, 93, 94 und 95 auf Taf. V) mit den von

<sup>1)</sup> HENSEN sagt l. c. pag. 366: »Ein weiteres Stadium dürfte die dem Kaninchen entnommene Figur 45A sein, wo in der Mittellinie durch Wucherung und theilweise Einbuchtung des Hypoblast die Chorda schon deutlich angekündigt wird.«

<sup>2)</sup> GÖTTE sagt auf pag. 156 der Entwicklungsgesch. d. Unke: »Die bezeichnete Zellansammlung im mittleren Keimblatte beginnt schon zur Zeit, wann die spaltförmige Darmhöhle eben sich zu erweitern anfängt, und erscheint zuerst in der hinteren Hälfte des Rückens als eine leichte mediane Verdickung, welche, aus der später sehr deutlich werdenden Bewegung zu schliessen, durch den Zusammenstoss der von beiden Seiten andrängenden Zellen entstand. Diese erste Bildung innerhalb der Keimblätter, der Axenstrang verstreicht nach vorn hin unmerklich und verliert sich hinten ebenso in der im Randwulst enthaltenen Verdickung des mittlern Keimblattes,« etc. — Und weiter unten auf derselben Seite: »Sobald endlich der Axenstrang sich als Anlage der Wirbelsaite von den lateralwärts abfallenden Seitentheilen oder den Segmentplatten gesondert hat,« etc. (Taf. III Fig. 57, 58).«

mir gegebenen Bildern in Vergleichung zu ziehen bitten möchte. Insofern die von GÖTTE abgebildeten Objecte die Grundlage seiner Beschreibungen abgeben, wird begreiflich, dass die letztere von der meinigen wesentlich abweichen muss.

Es scheint mir wichtig an diesem Orte noch hervorzuheben, dass gerade diese beiden in der Richtung auf die Chordabildung untersuchten Thiere, bei welchen ich den gleichen Bildungsmodus für dieses Organ finden konnte, auch in der Art und Weise der Furchung und der ersten Entwicklung der Embryonalanlage viel Gemeinsames zeigen.

Zum Schluss sei es mir gestattet, die bei der Untersuchung der Entwicklung des Medullarrohres und der Chorda dorsalis von *Petromyzon* Pl. erhaltenen Resultate zusammenzufassen.

»Es ergibt sich, dass hier in einem gewissen Entwicklungsstadium zwei Keimblätter bestehen, ein oberes und ein unteres, die ich beide als die ursprünglichen oder primitiven Keimblätter bezeichne.

Das primitive obere Keimblatt theilt sich im Verlaufe der Weiterentwicklung an einer Stelle in 2 oder mehr Zellenlagen, die sich bald in zwei Schichten sondern, beide in die Anlage des Medullarrohres übergehend.

Nach der Vollendung dieser Organanlage bildet der noch nicht in zwei Schichten differenzirte Theil des primitiven Ectoderm eine Ueberkleidung des ganzen Embryo und geht erst viel später, wenn der Letztere zur frei schwimmenden Larve geworden ist, in ein mehrschichtiges Epithellager über.

Aus einem Theil des unteren primitiven Keimblattes entwickelt sich ohne weitere Differenzirung die Anlage der Chorda dorsalis und der übrige Theil desselben zerfällt unter Zelltheilung in das Mesoderm und das secundäre Entoderm.

Wir haben also bei *Petromyzon* zwei primitive Keimblätter, von denen das eine, das obere, in zwei Schichten (Horn- und Hautsinnesblatt im Sinne REMAK's) und das andere, das untere, in das Mesoderm, Entoderm (secundäres) und die Chordaanlage sich sondert.

Diese Befunde stehen mit Ausnahme der Chordabildung in keinem Gegensatze zu den gleichen von den höheren Wirbelthieren bekannten Entwicklungsvorgängen. Auch die von BALFOUR und KOWALEWSKY bei der Selachier- und Amphioxusentwicklung festgestellten Thatsachen schliessen sich direct an sie an. Was aber das die Chordabildung bei *Petromyzon* betreffende Eigenthümliche angeht, so ist hierbei zu berücksichtigen, dass die daran betheiligte

Strecke des Entoderm eben das primäre Entoderm ist, welches ebenso auch bei der Bildung des Mesoderm thätig erscheint. Es ist kein ausschliesslich in Epithelialgebilde übergehendes Keimblatt, nicht das »Darmdrüsenblatt«, aus dem die Entstehung eines Skeletgebildes nachgewiesen würde, sondern dieselbe primäre Schicht, die auch sonst noch, indem sie dem mittleren Keimblatt seine Entstehung gibt, die Anlage von Skeletbildungen hervorgehen lässt. Damit löst sich das Auffallende und Befremdende von einer Erscheinung ab, welche bei nicht genügender Berücksichtigung dieser Verhältnisse wohl geeignet sein könnte, die Thatsachen der Entwicklungsgeschichte mehr als verwirrend, denn als aufklärend beurtheilen zu lassen.«

Vorliegende Untersuchungen wurden im anatomischen Institute zu Heidelberg angestellt und sage ich dem Director desselben, Herrn Professor GEGENBAUR, für die eingehende Unterstützung, die er mir während des Verlaufes und bei dem Abschlusse meiner Untersuchung hat zu Theil werden lassen, an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank.

Heidelberg, Ende September 1876.

### Nachträgliche Bemerkungen hierzu.

Bei Abfassung obiger Arbeit war ich, da mir weder Forellen- noch Lachsembryonen zur Verfügung standen, gezwungen, die von OELLACHER<sup>1)</sup> gegebenen Abbildungen zu deuten und mit den von mir an den Embryonalanlagen der Lophobranchier und der Petromyzonten gefundenen Thatsachen in Einklang zu bringen.

Im Laufe dieses Winters war es mir jedoch möglich Lachs- und Forellenembryonen der betreffenden Stadien zu verschaffen und zu untersuchen.

Ich brauche mich daher nicht mehr auf Deutungen der von OELLACHER gegebenen Bilder zu beschränken, sondern kann gestützt auf eigene Untersuchung die früher bei der Entwicklung des Medullarrohres der Lophobranchier ermittelten Thatsachen mit der Ent-

---

<sup>1)</sup> OELLACHER, Dr. J. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforellenei III.—V. Capitel. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie. Bd. XXIII. 1873 pag. 1 u. ff.

wicklung des nämlichen Organes bei dem Bachforellen- und Lachs-embryo vergleichen.

Stets geht auch bei diesen Fischen die die Rückenfurche auskleidende äussere Schicht des Ectoderm in die Anlage des Medullarrohres ein, indem durch die Vermehrung der lateral der Rückenfurche befindlichen Zellen der inneren Schicht des Ectoderm die die Rückenfurche begrenzenden Zellen gegeneinander und zugleich weiter ins Innere der vorerst soliden Anlage des Medullarrohres gedrängt werden. Nach der Abschnürung der soliden Medullarrohranlage vom Ectoderm durch das inzwischen bedeutend verdickte Mesoderm, befinden sich die von der äusseren Schicht des Ectoderm abstammenden Zellen, die also früher zum Theil die Auskleidung der Rückenfurche bildeten, in zwei Schichten im Innern der Medullarrohranlage aneinandergelagert. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung weichen diese zwei Zellschichten von einander und das so entstehende Lumen stellt die Anlage des Medullarcanäles dar.

Die Beobachtung der Lachs- und Bachforellenembryonen ergab ferner, dass auch bei diesen Repräsentanten der Teleostier die Chorda dorsalis<sup>1)</sup> zweifellos aus Elementen des primären Entoderms entsteht, eine Thatsache, die sich an den von Lophobranchierembryonen erhaltenen Querschnittsbildern nicht mit völliger Sicherheit nachweisen liess.

Die nur in ganz untergeordneten Punkten von der bei den Petromyzonten gefundenen Bildungsweise abweichende Entwicklung der Chordaanlage der Lachs- und Bachforellenembryonen behalte ich mir vor an einem andern Orte ausführlich zu beschreiben. Auch bei der Untersuchung der Lachs- und Forellenembryonen ergab sich, dass das Mesoderm aus dem primären Entoderm und zwar gleichzeitig mit der Anlage der Chorda dorsalis entsteht.

Es ergibt sich also, dass die Entwicklungsweise des Medullarrohres und der Chorda dorsalis bei Teleostiern und Petromyzonten keine wesentlichen Unterschiede darbietet.

<sup>1)</sup> Vergl. Dr. JOSEF RADWANER. Ueber die erste Anlage der Chorda dorsalis. Aus dem LXXIII. Bd. der Wiener Sitzungsberichte 6. April 1876 p. 1 u. ff. (Nach Untersuchungen am Bachforellenembryo.)



## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XII.

- Fig. 1. Querschnitt aus der Mitte einer Embryonalanlage von *Syngnathus acus*. Beginn der Rückenfurcbildung.  
*ee*, äussere Schicht des Ectoderm,  
*em*, Zellen die von der äussern Schicht des Ectoderm abstammen,  
*en*, Entoderm,  
*ec*, Ectoderm, innere und äussere Schicht,  
*me*, Mesoderm,  
*Ke*, von der Embryonalanlage in den Dotter »Do« ausgewanderte Zellen, die sich lebhaft mit Carmin färben.  
Vergrösserung: 400.
- Fig. 2. Querschnitt aus der Mitte einer Embryonalanlage von *Syngnathus ac.* Erste Anlage des Medullarrohres. Die von der äussern Schicht des Ectoderm abstammende Zellschicht reicht bis nahe an das untere Ende des kielförmigen Ectoderms herab.  
Bezeichnung wie in Figur 1.  
Vergrösserung: 400.
- Fig. 3. Querschnitt aus der Mitte einer Embryonalanlage von *Syngnath. ac.* Die Rückenfurche ist noch deutlich sichtbar. Die Chordaanlage ist vollendet.  
Bezeichnung wie in Figur 1.  
*ch*, Chordaanlage,  
*mr*, Medullar- (Rücken-)rinne.  
Vergrösserung: 400.
- Fig. 4. Querschnitt aus der Mitte einer Embryonalanlage von *Syngnath. ac.*, deren primitive Gehirnabtheilungen völlig ausgebildet sind. Die Rückenfurche ist im Verschwinden. Die Medullarrohranlage wird durch das seitlich derselben befindliche Mesoderm von der Oberfläche abgeschnürt.
- Bezeichnung wie in Fig. 1 u. 3.  
Vergrösserung: 400.
- Fig. 5. Querschnitt aus der Mitte einer wulstförmig über die Eioberfläche erhobenen Embryonalanlage von *Syngn. ac.* Diese Figur zeigt die solide Medullarrohranlage von dem Ectoderm abgeschnürt. Im Innern derselben sind die zwei von der äusseren Schicht des Ectoderm abstammenden Zellenreihen zu sehen.  
Bezeichnung wie in Fig. 1, 3 u. 4.  
Vergrösserung: 400.

- Fig. 6. Querschnitt aus der Mitte einer Embryonalanlage mit angelegter Pleuroperitonealhöhle von *Syngnath. ac.*

Das Darmrohr (*Da*) ist geschlossen und das Lumen des Medullarrohres (*Lu*) ist in Bildung begriffen.

Bezeichnung wie in Fig. 1, 3 u. 4.

*Pl*, Pleuroperitonealhöhle.

Vergrößerung: 400.

- Fig. 7. Querschnitt aus der Mitte einer Embryonalanlage von *Petromyzon Planeri* vom siebenten Tage nach geschehener Befruchtung. Ueber der secundären Keimhöhle ist das primitive Ecto- wie Entoderm noch durch eine einfache Zellschicht gebildet. Lateral dieser Stelle ist das primitive Entoderm schon in Mesoderm und secundäres Entoderm gesondert.

*Dt*, Dotterhaut,

*ec*, primitives Ectoderm,

*en*, primitives Entoderm,

*me*, Mesoderm,

*ens*, secundäres Entoderm,

*Ke*, secundäre Keimhöhle,

*Do*, Im Innern des Eies befindliche Furchungselemente, die als Nahrungsmaterial für den sich entwickelnden Embryo dienen.

Vergrößerung: 144.

- Fig. 8. Querschnitt aus der Mitte einer Embryonalanlage von *Petromyzon Planeri* (achter Tag). Im Bereiche der Rückenfurche beginnt das Ectoderm sich in zwei Zellschichten zu sondern. Die unter der Mitte der Rückenfurche befindlichen Zellen des primitiven Entoderm, die in die Chordaanlage eingehen, sind deutlich zu erkennen. Die Mesodermbildung ist weiter fortgeschritten. Die Dotterhaut ist (wohl infolge der Anwendung von Härtingsflüssigkeiten) zum Theil von der Embryonalanlage abgehoben.

Bezeichnung wie in Figur 7.

*et*, äussere Schicht des Ectoderm.

*Ru*, Rückenfurche.

Vergrößerung: 144.

- Fig. 9. Querschnitt aus dem vorderen Drittel einer Embryonalanlage von *Petromyzon Pl.*, derselben von welcher ein Querschnitt in Figur 8 abgebildet ist. Diese Figur zeigt die weitere Differenzirung des Ectoderm im Bereiche der Rückenfurche.

Bezeichnung wie in Figur 7 u. 8.

Vergrößerung: 144.

- Fig. 10. Querschnitt aus der Mitte einer Embryonalanlage von *Petromyzon Pl.* (neunter Tag). Die Anlage des Medullarrohres stellt sich als ein solides Zellendreieck dar. Man erkennt in seiner Mitte zwei Zellreihen, die continuirlich in die äussere Schicht des Ectoderm übergehen. *et*, diese ebengenannten zwei Zellreihen. Die die Chordaanlage (*ch*) bildenden Zellen werden durch die von der Seite herwachsenden Zellen des secundären Entoderm abgeschnürt.

Bezeichnung wie in Figur 7 u. 8.

Vergrößerung: 144.

- Fig. 11. Querschnitt aus dem hinteren Drittel einer Embryonalanlage von *Petromyzon* Pl. (zehnter Tag). An der Medullarrohranlage ist keine wesentliche Veränderung vor sich gegangen. Dagegen ist die Chordaanlage völlig durch die Zellen des secundären Entoderm von der secundären Keimhöhle abgeschnürt worden. Die lateral des Medullarrohres und der Chordaanlage befindlichen Zellen des Mesoderm gruppieren sich concentrisch gegen einander. So entsteht die Urwirbelanlage (*ur*).

Bezeichnung wie in Figur 7, 8 und 10.

Vergrößerung: 144.

- Fig. 12. Querschnitt aus der Mitte einer Embryonalanlage von *Petromyzon* Pl., derselben, von welcher ein Querschnitt aus dem hinteren Drittel in Figur 11 abgebildet wurde. Die Medullarrohranlage (*md*) wird durch die sehr vermehrten Zellen des Mesoderm von der Verbindung mit dem Ectoderm abgeschnürt.

Bezeichnung wie in Figur 7, 8, 10, 11 und 12.

Vergrößerung: 144.

- Fig. 13. Querschnitt aus der Mitte einer Embryonalanlage von *Petromyzon* Pl. (elfter Tag). Die Medullarrohranlage ist jetzt scharf vom Ectoderm gesondert. Die die Chordaanlage bildenden Zellen gruppieren sich concentrisch gegen einander.

Bezeichnung wie in Figur 7, 8, 10 und 11.

Vergrößerung: 144.

- Fig. 14. Querschnitt aus der Mitte einer Embryonalanlage von *Petromyzon* Pl. (zwölfter Tag). Die Sonderung des Medullarrohres und der Chordaanlage ist noch eine schärfere. Die Urwirbelanlage ist deutlich zu erkennen. Im Innern der soliden Anlage des Medullarrohres beginnen die dort befindlichen zwei Zellreihen (*et*) auseinander zu weichen (Beginn der Medullarcanalbildung).

Bezeichnung wie in Figur 7—12.

Vergrößerung: 144.

- Fig. 15. Querschnitt aus der Mitte einer Embryonalanlage von *Petromyzon* Pl. (vierzehnter Tag). Die Anlage des Medullarrohres sammt dem Medullarcanal (*mdc*) sowie die der Chordaanlage ist vollendet. Zwischen Chordaanlage und dem sich bildenden Darmrohr sind schon Zellen des Mesoderm getreten.

Bezeichnung wie in Figur 7—12.

*Da*, Darmrohranlage.

Vergrößerung: 144.

### Tafel XIII.

Die Figuren 16 bis mit 19 sind Abbildungen von Querschnitten einer 1,5 Millimeter langen Embryonalanlage von *Rana temporaria*. Zwischen Figur 16 und 17 befinden sich zwei, zwischen Figur 17 und 18 dreizehn, zwischen Figur 18 und 19 sechzehn Schnitte. Figur 16 war der fünfzehnte Schnitt. Die ganze Embryonalanlage war in achtundsechzig Schnitte zerlegt worden.

- Fig. 16. Man sieht wie unter der Rückenfurche im Bereiche des primären Entoderms eine Sonderung vor sich geht, indem die dort befindlichen

Zellen, die sich zur Chordaanlage umbilden, seitlich vom sich bildenden Mesoderm sondern.

*ec* äussere Schicht des Ectoderm,

*ei* innere Schicht des Ectoderm,

*en* primitives Entoderm, welches sich in die Chordaanlage umbildet,

*ens* secundäres Entoderm,

*me* Mesoderm,

*Ru* Rückenfurche,

*K* (secundäre) Keimhöhle.

Vergrößerung: 180.

Fig. 17. Die in Figur 16 in ihrem ersten Stadium abgebildete Sonderung ist weiter vor sich gegangen.

Bezeichnung wie in Figur 16.

*ch* Chordaanlage.

Vergrößerung: 180.

Fig. 18. Die Chordaanlage wird durch das verdickte Mesoderm vom secundären Entoderm abgeschnürt.

Bezeichnung wie in Figur 16 u. 17.

Vergrößerung: 180.

Fig. 19. Die Medullarrohranlage, sowie die Anlage der Chorda ist vollendet. Letztere ist scharf gegen das Mesoderm und das dieselbe gegen die secundäre Keimhöhle abgrenzende secundäre Entoderm geschieden.

Bezeichnung wie in Figur 16 und 17.

Vergrößerung: 180.

Fig. 20. Querschnitt aus der Mitte einer 1,2 Mm. langen Embryonalanlage von *Bombinator igneus*. Die Chordaanlage ist noch mit den Zellen des secundären Entoderms verbunden.

Bezeichnung wie in Figur 16 und 17.

*mdw* Medullar- (Rücken-)wülste.

Vergrößerung: 180.

Fig. 21, *A*, *B*, *C*. Es stellen dieselben Abbildungen dreier aufeinander folgender Querschnitte aus der Mitte einer 1,2 Mm. langen Embryonalanlage von *Bombinator igneus* dar.

In Fig. 21 *A* ist nur eine Andeutung der beginnenden Sonderung der Chordaanlage von den Zellen des primitiven Entoderms zu erkennen.

In Fig. 21 *B* ist diese Sonderung schärfer erkennbar und

Fig. 21 *C* zeigt die schon vollendete Sonderung der Chordaanlage von dem sich unterdessen gebildeten Mesoderm (vergl. Fig. 20).

Bezeichnung wie in Figur 16 und 17.

Vergrößerung: 90.

Sämtliche Figuren sind mit der OBERHÄUSER'schen Camera gezeichnet worden.



# Weitere Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies.

Von

**Dr. Oscar Hertwig.**

Ein Winteraufenthalt am Mittelmeere veranlasste mich meine Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in der Eizelle auf eine grössere Anzahl von Thierarten auszudehnen. Es waren hauptsächlich zwei Punkte über die ich weitere Aufklärung zu erhalten wünschte, einmal die Umbildung des Keimbläschens und zweitens die Verbreitung der Richtungskörper im Thierreich. Das lebhafte Interesse, welches diesen Fragen in der Neuzeit zu Theil geworden ist, bestimmt mich meine Ergebnisse in Kürze vorläufig mitzuthemen.

Für das Studium der Umwandlung des Keimbläschens ist Aste-racanthion, wie zuerst GREEFF und VAN BENEDEN gezeigt haben, ein sehr geeignetes Object. Denn es verlieren hier die der Reife nahen Eier, kurze Zeit nachdem sie aus den Ovarien in das Meerwasser entleert worden sind, ihr Keimbläschen, welches fast ganz an die Oberfläche gerückt ist. Die hierbei eintretenden Veränderungen lassen sich am lebenden Ei unter dem Mikroskop Schritt für Schritt verfolgen und durch Anwendung von Reagentien weiter sicher stellen.

Das erste Anzeichen der beginnenden Umwandlung ist ein Pro-toplasmahöcker, welcher, etwa eine viertel Stunde nach Ablage des Eies, in das Innere des Keimbläschens an dem der Eiperipherie zugewandten Pol desselben eindringt. Der Höcker zeigt in seiner Spitze eine kleine von Dotterkörnchen freie Stelle. Hieran schliessen sich weiterhin bald Veränderungen am Keimfleck, die darin bestehen, dass die in seinem Innern bisher zahlreich vorhandenen kleinen Vacuolen verschwinden und in seiner Mitte oder mehr der Peripherie genähert eine grössere Vacuole erscheint, die fast ganz von einem

kugligen, aus Kernsubstanz bestehenden Körper erfüllt wird. Die Substanz des kugligen in der Vacuole eingebetteten Körpers und die übrige Substanz des Nucleolus, welche die Wandung der Vacuole bildet, zeigen sowohl im frischen Zustande, als auch bei Anwendung von Reagentien einige Verschiedenheiten. Erstere ist im frischen Zustande weniger lichtbrechend, gegen Säuren besitzt sie mehr Resistenz, bei Osmium-Carminbehandlung färbt sie sich rascher und stärker als die andere Substanz; dagegen ist diese im frischen Zustande stärker lichtbrechend, in Osmiumsäure gerinnt sie fettartig glänzend, in Essigsäure und ammoniakalischer Carminlösung ist sie stärker und leichter quellbar.

Für diese Zusammensetzung des Keimflecks aus zwei Substanzen, welche auf dem beschriebenen Entwicklungsstadium deutlicher hervortritt, aber auch schon im unreifen Ei nachweisbar ist, glaube ich eine weitere, wenn nicht eine allgemeine Verbreitung annehmen zu können. Denn in gleicher Weise wie bei *Asteracanthion* habe ich sie bei *Sphaerechinus brevispinosus*, bei *Ascidia intestinalis*, bei einigen Coelenteraten und verschiedenen Mollusken beobachtet. Namentlich bei letzteren ist dies Verhältnis am leichtesten erkennbar und ist daher schon von verschiedenen Seiten beobachtet und beschrieben worden. Die beiden im Keimfleck enthaltenen Substanzen erinnern an die gegen Reagentien in ähnlicher Weise differenten Bestandtheile des Kerns und Nebenkerns der Infusorien.

An das bei *Asteracanthion* soeben beschriebene Entwicklungsstadium schliesst sich rasch ein neues an. Denn schon nach etwa fünf weiteren Minuten tritt in dem oben genannten Protoplasmahöcker, welchem der Keimfleck näher gerückt ist, eine kleine Strahlenfigur auf und kurze Zeit erscheint neben derselben eine zweite. Während die Doppelstrahlung successive deutlicher und grösser wird, erleidet der Keimfleck eine Volumsabnahme, die zu seinem vollständigen Schwunde etwa eine Stunde nach der Ablage des Eies führt. Gleichzeitig schrumpft das Keimbläschen indem von allen Seiten das umgebende Protoplasma gegen sein Centrum vordringt. Seine Membran löst sich auf und sein Kernsaft mischt sich mit dem Protoplasma der Umgebung.

Zweckmässige Behandlung der Eier mit Reagentien (Osmiumsäure sowohl als 2% Essigsäure) gibt weitere wichtige Aufschlüsse über die einzelnen Vorgänge. Es lässt sich so ein rasch vorübergehendes Stadium fixiren, wo das in der Vacuole des Nucleolus gelegene Kügelchen zu einem langen Stäbchen ausgezogen ist, welches mit

seinem freien Ende in den Protoplasmahöcker ragt und den Mittelpunkt der hier im frischen Zustand leicht wahrnehmbaren Strahlenfigur bildet. Auch die andere Substanz des Nucleolus, aus welcher die Wand der Vacuole besteht, zeigt Veränderungen, indem ihre Oberfläche höckrig wird, wie bei einem in amöboider Bewegung begriffenen Körper. Oft sah ich sie scheidenartig das Stäbchen eine grosse Strecke bekleiden.

Hieran schliessen sich Bilder, wo an dem freien Ende des Stäbchens sich Körnchen vorfinden, die sich offenbar von demselben abgelöst haben und in einen Kreis angesammelt sind. In anderen Präparaten ist das Stäbchen aus der Vacuole des Keimflecks ganz verschwunden.

Für weiter vorgeschrittene Stadien erhält man die besten Präparate bei Behandlung der Eier mit 2% Essigsäure. Hierdurch wird das im frischen Zustand beobachtete Bild zweier neben einander liegender Strahlenfiguren vervollständigt, indem man zwischen denselben einen spindelförmig beschaffenen feinfasrigen Körper erkennt. In einiger Entfernung von demselben sieht man noch in der körnig geronnenen Grundsubstanz des Keimbläschens einen Rest des Keimflecks und erhält somit hier einen ähnlichen Befund, wie ich ihn schon von den Hirudineeneiern beschrieben habe, wo ein spindelförmiger feinfasriger und ein homogener kugliger Kerntheil nebeneinander in der Eizelle existiren. Der Rest des Keimflecks nimmt nur in demselben Maasse, als der spindelförmige Körper grösser und deutlicher wird, an Grösse beständig ab und endlich ist auf keine Weise ein Theil desselben mehr darstellbar. Gleichzeitig verändern die beiden Strahlenfiguren mit der zwischen ihnen liegenden Spindel den Ort, rücken gegen die Oberfläche des Eies und kommen hier in einen Eiradius zu liegen.

Wenn ich die geschilderten Befunde deuten soll, so scheint mir ein unverkennbarer Zusammenhang zwischen dem Auftreten der beiden Strahlensysteme und der Umbildung des Keimflecks der Art zu bestehen, dass bei der Auflösung des Keimbläschens die Kernsubstanz in das Protoplasma überwandert und an dem Orte, wo sie sich zu dem spindelförmig differenzirten Kern ansammelt, erst ein und dann das zweite Strahlensystem hervorruft. In erster Linie ist bei dieser Umlagerung der activen Kerntheile der in der Vacuole des Keimflecks eingeschlossene kuglige Körper betheiligt. Aber auch von der einhüllenden Kernsubstanz gehen offenbar Theile, wenn nicht Alles, in das neue Kerngebilde mit über.

Die Bildung der Richtungskörper tritt bei *Asteracanthion* in der

zweiten Stunde nach der Ablage der Eier ein, sie verläuft genau ebenso, wie ich es von Nephelis vulg. beschrieben habe, und ist etwa nach Ablauf einer Stunde beendet. Es beginnt jetzt aus der im Ei verbliebenen Hälfte der zweiten Richtungsspindel der Eikern sich hervorzubilden. Wie am lebenden Object leicht wahrzunehmen ist, erscheint unter den Richtungskörpern in der Eirinde eine Anzahl kleiner Vacuolen, welche nach dem Eicentrum zu mit einem immer deutlicher werdenden Strahlensystem umgeben sind. Die Vacuolen vergrössern sich und verschmelzen allmählig, indem sie nach dem Centrum rücken, zu einer einzigen Vacuole, in welcher sich nach einiger Zeit ein deutlicher Nucleolus ausscheidet.

Eine parthenogenetische Entwicklung der Seesterneier, wie sie von GREEFF in kaum anzuzweifelnder Weise beschrieben worden ist, gelang mir trotz vielfältig variirter Versuche nicht zu beobachten. Dagegen stiess ich bei Vornahme der künstlichen Befruchtung auf keine Schwierigkeiten, indem ich aus allen Eiern, welche ihr Keimbläschen verloren hatten, auch Flimmerlarven züchten konnte.

In einigen Fällen nahm ich die Befruchtung eine Stunde, in anderen wiederum vier Stunden nach Ablage der Eier vor und stellte hierbei einige nicht uninteressante Verschiedenheiten fest. In übereinstimmender Weise zieht sich einige Zeit nach Zusatz des Sperma der Dotter von der Eihaut ziemlich weit zurück und in der Rinde des Eies erscheint an dem den Richtungskörpern entgegengesetzten Pol ganz wie bei *Toxopneustes lividus* eine von Strahlung umgebene körnchenfreie Stelle. Wenn die Eier nach einer Stunde befruchtet wurden, so blieb die Strahlung, welche langsam nach dem Eicentrum wandert, sehr schwach, so lange als die Abschnürung der Richtungskörper noch nicht vollendet ist. Das Plasma, von den Theilungsvorgängen an dem Richtungs- und Theilungspol beherrscht, reagirt offenbar in geringerem Maasse auf den vom Spermakern ausgeübten Reiz. Sowie indessen der zweite Richtungskörper hervorgeknospt ist und der Eikern sich bildet, nimmt unter dem Auge des Beobachters die den Spermakern einhüllende Strahlung an Ausdehnung und Schärfe rasch zu und es wird jetzt in ihrer Mitte eine Vacuole bemerkbar, die sich, wie der Eikern, mit Kernsaft noch weiter imbibirt. Ei- und Spermakern erreichen, indem sie aufeinander zu wandern, dieselbe Grösse und wandeln sich mit einander verschmelzend zur Theilungsspindel um.

Etwas abweichend gestalten sich die Erscheinungen im zweiten Fall, wenn die Befruchtung erst nach vier Stunden vorgenommen



wird. Hier bleibt der Spermakern von geringer Grösse und legt sich als kleiner Körper dem Eikern an, der schon einen beträchtlichen Umfang erreicht hatte.

Im ersten Fall verläuft die Befruchtung wie bei den Hirudineen, Mollusken, Nematoden etc., wo die Eier schon zur Zeit der Hervorknospung der Richtungskörper befruchtet werden. Der zweite Fall schliesst sich an die Verhältnisse bei *Toxopneustes liv.* an, wo zwischen der Befruchtung und der Bildung der Richtungskörper und des Eikerns ein grösseres Zeitintervall liegt. Das verschiedene Verhalten, welches die copulirenden Kerne bei verschiedenen Thieren zeigen, wird somit bedingt durch die Verschiedenheit des Zeitpuncts, in welchem die Befruchtung eintritt, und lässt sich dies bei *Asteracanthion* experimentell feststellen.

Wenn die Eier mehr als fünf Stunden unbefruchtet im Seewasser gelegen haben, so werden durch den Zusatz von Sperma eine Reihe pathologischer Erscheinungen hervorgerufen. Bei der Befruchtung zieht sich das Eiplasma, dessen Lebensenergieen zwar noch nicht erloschen, aber offenbar herabgesetzt sind, von der Dotterhaut nur schwach zurück, und man beobachtet in der Eioberfläche anstatt eines Strahlensystems deren zahlreiche. Bei Behandlung mit Osmium-Carmin ist in jeder Strahlung ein kleines rothgefärbtes Kernchen nachweisbar. Aus diesen Befunden schliesse ich, dass in nicht mehr lebenskräftige Eier mehr als ein Spermatozoon eindringt. Eine normale Entwicklung kommt dann nicht mehr zu Stande. Aehnliches geschah auch bei Eiern, die ihr Keimbläschen noch nicht verloren hatten und mit Sperma in Berührung kamen.

Die bei *Asteracanthion* erhaltenen Ergebnisse veranlassten mich, die Umwandlung des Eierstockseies bei den Seeigeln noch einmal zu untersuchen. Auch jetzt glückte es mir nicht weder an abgelegten Eiern eine Spur von Richtungskörpern zu entdecken, noch bei Zerzupfung des Ovariums und Durchmusterung zahlreicher Präparate zwischen unreifen und reifen Eiern Entwicklungszustände wie bei *Asteracanthion* aufzufinden. Ich stellte daher den Versuch an, ob nicht vielleicht auch bei den Seeigeln der Reife nahe stehende Eier sich weiter entwickeln, wenn sie in das Meerwasser gebracht werden. Ich legte Ovarienstücke in ein Uhrsälchen und durchmusterte bei schwacher Vergrösserung nach einiger Zeit von den ausgetretenen Eiern diejenigen, welche noch ein Keimbläschen besaßen. Der Versuch glückte. Bei einer Anzahl von Eiern trat in der That eine Weiterentwicklung ein. Indem ich nun solche Objecte

isolirte, wurde es mir möglich, bei *Sphaerechinus brevispinosus* sowohl am lebenden Ei die Umwandlung auf dem Objectträger zu verfolgen, als auch einige Entwicklungszustände mit Reagentien zu fixiren, und ich kann den Nachweis führen, dass mir bei meinem früheren Untersuchungsverfahren wichtige Umbildungsstadien nicht zur Beobachtung gekommen sind und dass die von mir früher als wahrscheinlich hingestellte Deutung eine verfehlte ist. Denn das Keimbläschen schwindet und der Eikern entsteht bei den Seeigeln in ganz der gleichen Weise wie bei *Asteracanthion*. Auch hier wird eine Spindel und werden Richtungskörper gebildet, wie es VAN BENEDEN und STRASBURGER vermuthungsweise ausgesprochen haben. Die Richtungskörper bleiben aber nach ihrer Hervorknospung mit dem Ei in keinem weiteren Zusammenhang, sondern gerathen in die umgebende Flüssigkeit. Hieraus sowie aus dem Umstand, dass unter normalen Verhältnissen die Reife der Eier schon im Ovarium erfolgt, erklärt es sich, dass das Vorhandensein von Richtungskörpern bei den Seeigeln bis jetzt von allen Beobachtern übersehen worden ist.

Wie ich durch persönliche Mittheilung weiss, hat jetzt auch Herr Dr. FOL, welcher früher gleichfalls vergebens nach Richtungskörpern bei Seeigeln gesucht hatte, unabhängig von mir und mittelst eines andern Verfahrens den Nachweis geführt, dass bei *Sphaerechinus brevispinosus* in den Ovarien Richtungskörper sich bilden.

Um die Verbreitung der von mir bis jetzt nur an vereinzelteten Objecten beobachteten Erscheinungen festzustellen, habe ich Vertreter aus den einzelnen Abtheilungen des Thierreichs, soweit sich mir hierzu die Gelegenheit bot, untersucht, und erstrecken sich bis jetzt meine Beobachtungen über Coelenteraten, Würmer und Mollusken.

Soviel mir bekannt ist, sind bei Coelenteraten, abgesehen von einer Angabe KLEINENBERG's über *Hydra*, Richtungskörper noch nicht aufgefunden worden. Ich habe solche bei einigen Medusen (*Aeginopsis*, *Nausithoe*, *Pelagia*) und bei einer Ctenophore (*Gegenbauria cordata*) beobachtet. Bei *Aeginopsis* isolirte ich aus einem Ovarium einige Eier, die ihr Keimbläschen verloren hatten und sah bei zweien derselben erstens ein Richtungskügelchen aus dem Dotter austreten und in die umgebende Flüssigkeit gerathen und zweitens unterhalb der Austrittsstelle desselben alsbald den Eikern sich entwickeln. Bei *Nausithoe* und *Pelagia* sind die Richtungskörper sehr leicht zu sehen, da sie hier durch eine Gallerte, in welche die Eier eingehüllt sind, auf dem Dotter festgedrückt erhalten werden. Sie

finden sich meist in Dreizahl, wie bei den Hirudineen und sind ziemlich grosse Protoplasmakügelchen, welche, wie Behandlung mit Reagentien lehrt, Kerntheile enthalten. Unter ihnen bemerkt man den Eikern in der Dotterrinde. Die Bildung der Richtungskörper tritt bei Pelagia und Nausithoe kurze Zeit vor der Ablage ein, zur Zeit wo die vom Ovarium abgelösten Eier von der Gallerte umhüllt werden. Bei Nausithoe isolirte ich Eier aus dem Mutterthier durch Zerzupfen und beobachtete in dieser Weise noch die Hervorknospung des zweiten Richtungskörpers. Bei Gegenauria cordata konnte ich bei frisch gelegten Eiern auf der Oberfläche des Dotters nebeneinander zwei kleine Protoplasmakügelchen mit Kerntheilen nachweisen, so dass ich kein Bedenken habe, dieselben gleichfalls als Richtungskörper zu deuten. In ihrer Nähe fand ich häufig noch ein drittes ähnlich beschaffenes Körperchen, über dessen Bedeutung (vielleicht ein Spermatozoon) ich Nichts habe ermitteln können.

Von den Würmern habe ich Sagitta untersucht und hier noch vor dem Erscheinen der vorläufigen Mittheilung von FOL, wie dieser, feststellen können, dass auch hier zwei Richtungskörper hervorknospen, dass unter ihrer Austrittsstelle ein Eikern entsteht und dass dieser mit einem zweiten Kern (Spermakern) verschmilzt, welcher am entgegengesetzten Pol von einer Strahlung umgeben zunächst als ein kleines, dann als ein grösser werdendes vacuoliges Gebilde erscheint. Ausserdem konnte ich an reifen Eiern, die ich aus dem Ovarium durch zerzupfen isolirte, durch Essigsäure die Richtungsspindel nachweisen, welche einen etwas abweichenden Bau besitzt. Sie besteht nämlich aus kurzen, gleichmässig dicken Stäbchen, die zu einem Bündel zusammengefügt sind.

Aus der Klasse der Mollusken benutzte ich als Untersuchungsobjecte eine Heteropode (Pterotrachea), eine Gymnibranchie (Phyllirhoë bucephalum) und eine Lamellibranchiate (Tellina).

Die Eier von Pterotrachea und Phyllirhoë stimmen in ihrer Entwicklung vollkommen mit einander überein. Wenn sie frisch abgelegt sind, besitzen sie im Centrum einen Kern von der Grösse des Keimbläschens, in welchem ein Nucleolus nicht mehr vorhanden ist. Dagegen tritt bei Essigsäurebehandlung in der geronnenen Grundsubstanz ein spindelförmig fasriger Körper hervor, der mit seinen beiden Enden zwei Pole des Keimbläschens berührt. Um beide Enden ist das angrenzende Protoplasma zu zwei Strahlenfiguren angeordnet. Bei weiter entwickelten Eiern schwindet die Membran des



Keimbläschens und seine Grundsubstanz vermischt sich mit dem umgebenden Protoplasma, so dass die Spindel frei in den Dotter zu liegen kommt. Hier verändert sie ihre Lage und rückt an die Oberfläche empor. Dann bilden sich in der schon bekannten Weise zwei Richtungskörper. Unter ihrer Austrittsstelle entsteht ein Eikern von ganz beträchtlicher Grösse, der seine Lage beibehält und sich mit einem zweiten gleichfalls zu beträchtlicher Grösse anschwellenden Spermakern copulirt. Die Bildung der Theilungsspindel erfolgt in etwas abweichender Weise, indem nicht der gesammte Inhalt der beiden Kernvacuolen sich in sie umwandelt; vielmehr sammelt sich an Stelle der resorbirten Scheidewand der conjugirten Kerne die active Substanz zu einem spindelförmigen, faserigen Körper an, um dessen beide Enden das benachbarte Protoplasma in Radien gruppirt ist. Weiterhin schwinden auch die übrigen Theile der Vacuolenrinde und der überschüssige Kernsaft vermischt sich mit dem Protoplasma der Umgebung. Die freigewordene Spindel rückt jetzt in die Mitte des Eies und erleidet die zur Theilung führenden Veränderungen. Die Furchungsspindel entsteht somit aus den zwei sehr saftreichen Kernen in ähnlicher Weise, wie die Richtungsspindel aus dem Keimbläschen.

Bei *Tellina* gelingt es leicht die Eier künstlich zu befruchten und ist es hier bemerkenswerth, dass eine Richtungsspindel schon vor der Befruchtung an der Oberfläche des Dotters vorhanden ist, die Richtungskörper aber trotzdem nur nach dem Zutritt von Sperma hervorknospen. Die Bildung derselben geschieht wie bei *Nephelis*. Ebenso lässt sich auch hier die Entstehung des Furchungskerns aus der Verschmelzung zweier leicht beobachten.

In den referirten Untersuchungen finde ich eine weitere Bestätigung für einen Theil der von mir kürzlich entwickelten allgemeinen Anschauungen über die ersten Bildungsvorgänge in der Eizelle und zwar vornehmlich für folgende drei Punkte: 1) dass die Continuität der Kerngenerationen in der Eizelle nicht unterbrochen wird, 2) dass die Richtungskörper durch Zellknospung entstehen, 3) dass die Befruchtung allgemein auf der Copulation zweier Kerne beruht. Dagegen bin ich hinsichtlich der Verbreitung der Richtungskörper zu einer andern Auffassung gelangt. In meiner letzten Arbeit glaubte ich, indem ich mich mit dem vorliegenden Beobachtungsmaterial abzufinden suchte, die Hervorknospung der Richtungskörper nicht als eine allgemein verbreitete Entwicklungserscheinung betrachten zu dürfen. An dieser Ansicht halte ich jetzt nicht mehr fest, da meine



erneute Untersuchung von Toxopneustes {mich gelehrt hat, dass die Richtungskörper schon innerhalb des Ovarium entstehen können, und dass dann dieser Bildungsprocess schwer nachzuweisen ist. Ich glaube vielmehr annehmen zu dürfen, dass auch in diesem Entwicklungsvorgang sich eine allgemeine Uebereinstimmung im Thierreich wird nachweisen lassen.

Messina, Ende Februar 1877.

# Notiz über einige Untersuchungen am Kopfskelet der Holocephalen.

Von

**Dr. A. A. W. Hubrecht**

in Leiden.

---

Eine Untersuchung über das Kopfskelet der Holocephalen, deren ausführlichere Ausarbeitung mit zugehöriger Tafel in dem Niederländischen Archiv für Zoologie (Bd. III, Heft 3) erschienen ist, führte mich zu Resultaten, die ich hier kurz zusammenfassen möchte, indem ich für die nähere Begründung meiner Auffassungen auf die eben erwähnte Darstellung verweise.

Die constanten, zum Seitencanalsystem gehörenden Porenlinien in der Kopfhaut von *Chimaera* und *Callorhynchus* sind in ihrer Anordnung — ungeachtet der so verschiedenen Gestaltung des Rostrums — auf denselben Typus zurückzuführen; ein Verhältniss, welches für die Deutung der Homologien zwischen den beiden Rostra nicht unwichtig ist.

Die verschiedenen Knorpel in der Ethmoidalgegend von *Chimaera* und *Callorhynchus* (für letzteren schon von JOH. MÜLLER beschrieben), welche als Lippen-, Schnauzen- und Nasenflügelknorpel unterschieden werden und auf den ersten Blick sehr abweichend gestaltet erscheinen, sind völlig homologe Gebilde. Die Ausbildung des langen Rostrums bei *Callorhynchus* an der unteren Vorderseite des Kopfes hat eine Anpassung an dieses neue Verhalten der bei *Chimaera* noch in mehr indifferentem Zustande vorhandenen Knorpelstücke hervorgerufen. Auch der unpaare Lippenknorpel des Unterkiefers bei *Callorhynchus* lässt sich mit den kleinen, paarigen, unteren Lippenknorpeln von *Chimaera* aus einer gemeinsamen Grundform ableiten. Zu den entsprechenden Bildun-

gen bei den Selachiern ist die Brücke aus Mangel an Zwischenstufen schon schwieriger zu schlagen; dennoch stellt sich mit grösster Wahrscheinlichkeit heraus, dass die von allen Autoren als Lippenknorpel gedeuteten Stücke diesen Bildungen bei den Selachiern homolog sind und dass die Nasenflügelknorpel der Selachier mit ihren vorderen und hinteren Fortsätzen 1. den Nasenmuscheln und 2. den von MÜLLER als Träger der Lippenknorpel und als seitliche Schnauzenknorpel unterschiedenen Stücken der Holocephalen entsprechen. Demnächst sind also die complicirten Knorpelcomplexe der letzteren auf einen einfacheren z. Th. noch bei Selachiern erhaltenen Typus zurückzuführen.

Die vier Abschnitte an der Schädelkapsel sind zu sehr verschiedener Entwicklung gelangt. Die Occipitalregion ist sehr beschränkt; die Labyrinthregion von den halbcirkelförmigen Canälen stark aufgetrieben und scharf gegen die Orbitalregion abgesetzt, deren Hinterwand nicht mehr knorpelig, sondern membranös ist. Nur bei *Chimaera* ist in die obere Hälfte der Orbita, wo die beiderseitigen Membranen sich aneinanderschliessen, die Schädelhöhle verdrängt; in der unteren Hälfte bleiben die membranösen Wände, wie bei *Callorhynchus* zeltartig ausgespannt. In der nach oben zu comprimierten Ethmoidalregion verläuft durch den Knorpel ein von der Schädelhöhle getrennter Canal, welcher wahrscheinlich als eine Verschmelzung der Präorbital-, Ethmoidal- und Orbitonasalcanäle der Selachier aufzufassen ist.

Der Ramus I N. trigemini tritt an der hinteren Orbitalwand gesondert von dem Hauptstamm aus; bei *Callorhynchus* hat auch der zum Orbitonasalcanal verlaufende R. ophthalm. profundus eine gesonderte Austrittsöffnung. Die R.R. II und III N. trigemini treten mit dem Facialis durch eine gemeinschaftliche Oeffnung in der hinteren, unteren Orbitalwand nach aussen. Der Facialis durchbohrt den Orbitalboden unweit von seiner Austrittsstelle, und gibt noch einen den Schädelboden durchsetzenden N. palatinus ab. Die Carotidencanäle sind, in Anpassung an das weit nach vorn gerichtete Kiemenskelet, nicht wie bei den Selachiern schräg nach vorn, sondern schräg nach hinten gerichtet.

Dem aus drei paarigen Stücken und einer Copula bestehenden Zungenbeinbogen lagert sich nach hinten ein fünftes Knorpelstück an. Nur dieses und das untere Bogenstück tragen Radian. Es muss als eine Verwachsung von Radianbasen des oberen Bogenstücks

betrachtet werden, welches sich schliesslich von letzterem abgelöst hat und eine selbständige Opercularbildung einleitet.

Wichtig ist noch am Kiemenskelet das Fortbestehen der Copula zwischen dem ersten und zweiten Kiemenbogen, die hier noch mit den betreffenden Copularien in enger Verbindung steht, während sie bekannterweise unter den übrigen Elasmobranchiern nur noch bei *Cestracion* und zwar als Rudiment vorkommt.

Leiden, 20. März 1877.

Neuer Verlag von Theobald Grieben in Berlin.  
Bibliothek für **Wissenschaft und Literatur** 11. Band.

## Reden und Aufsätze naturwissenschaftlichen, pädagogischen und philosophischen

Inhalts von **Th. H. Huxley**, Prof. in London. Deutsche autorisirte Ausgabe, nach der 5. Auflage des englischen Originals herausgegeben von **Fritz Schultze**, ord. Professor am Polytechnikum zu Dresden. 6 Mark.

Gerade in unsern Tagen, wo immer vernehmbarer der Ruf nach Wiedervereinigung der Philosophie und der empirischen Wissenschaften laut wird, wird es für jeden an der geistigen Entwicklung unserer Zeit Theilnehmenden von hohem Interesse sein, ein Werk kennen zu lernen, aus dem glänzend hervorleuchtet, in wie ausgezeichnete Weise sich diese Wiedervereinigung bei einem der hervorragendsten englischen Naturforscher bereits vollzogen hat. Durchweg klar, populär und doch gründlich geschrieben, erlebte das Original in kurzer Zeit die fünfte Auflage. — Inhalt: Dringlichkeit der Verbesserung des naturwissenschaftlichen Unterrichts. Schwarze und weisse Emancipation. Freisinnige Erziehung und ihre Fundstätte. Nachtisch-Rede über wissenschaftlichen Unterricht. Pädagogischer Werth der Naturwissenschaften. Das Studium der Zoologie. Physische Grundlage des Lebens. Wissenschaftlicher Gehalt des Positivismus. Ein Stück Kreide. Geologische »Gleichzeitigkeit« und »persistente Lebenstypen«. Reform der Geologie. Ursprung der Arten. Descartes' »Abhandlung über die Methode des richtigen Vernunftgebrauchs und der wissenschaftlichen Wahrheitsforschung.«



# Der Bau und die Circulationsverhältnisse der Acephalenkieme.

Von

**Robert Bonnet,**

ausübendem Arzt in Augsburg.

---

Mit Tafel XIV — XVI.

Ich betrete mit der Beschreibung des Baues und der Kreislaufverhältnisse der Kiemen verschiedener Acephalen ein Gebiet, über welches die vorliegende Literatur, wenigstens soweit sie die marinen Formen betrifft, trotz ihrer Spärlichkeit doch zahlreiche Widersprüche aufweist. Die über unsere Teich- und Perlmuschel vorliegenden Arbeiten sind zwar ebenso zahlreich als gründlich, ergeben aber eine noch reichlichere Auslese von Meinungsdivergenzen über den Character der Blutbahnen in den Kiemen dieser Bewohnerinnen unserer Teiche und Bäche. Die Ursache hiervon liegt wohl ebenso in der Schwierigkeit der Anfertigung von wirklich brauchbaren Injectionen, als auch selbst bei dem Gelingen derselben in der nicht geringeren Schwierigkeit die allerdings eminent complicirten Bahnen richtig zu deuten. Man gewöhnte sich in Folge der zahlreichen Untersuchungen dieser beiden Najaden daran, sie als »Prototyp« des Kiemenbaues und seiner Circulationsbahnen zu betrachten und von diesem Gesichtspunkte geleitet an die Bearbeitung mariner Formen zu gehen, denen dann meist ohne Injection und überhaupt ohne eingehende Untersuchung ähnlicher Bau und ähnliche Blutbahnen vindicirt wurden. — Wie ich beim Beginn meiner Arbeit von Literatur nur POSNERS Inauguraldissertation »Ueber den Bau der Najadenkieme«<sup>1)</sup> kannte, gebe ich auch jetzt nicht mehr von Literatur.

---

<sup>1)</sup> Die Najadenkieme. (Separatabdruck.) Arch. f. mikroskop. Anat. 1875. Morpholog. Jahrbuch. 3.

Ich begnügte mich absichtlich mit der Kenntnissnahme ersterer, um möglichst vorurtheilsfrei an meine Aufgabe zu gehen und erst schliesslich meine Resultate mit denen Anderer vergleichend zusammenzuhalten. Es war mir aus dieser Abhandlung vollkommen klar geworden, dass die alte Streitfrage, ob das Blut in den Kiemen der Lamellibranchier in einem geschlossenen System von Gefässen kreise oder seinen Weg durch regellos ins Gewebe eingestreute Lücken nähme, noch keineswegs endgültig entschieden sei, sondern beide Ansichten noch in lebhaftem Kampfe um die Berechtigung ihrer Existenz begriffen seien.

POSNER, der sich hauptsächlich mit der Untersuchung der Teich- und Perlmuschel beschäftigte, während er die marinen Formen seiner eignen Aussage nach <sup>1)</sup> nur ungenügend zu untersuchen Gelegenheit hatte, stellt ihre Kiemen als Prototyp des Kiemenbaues und seiner Blutbahnen hin. Er definirt in Folge dessen die Kiemen der lamellibranchiaten Mollusken überhaupt als »bindegewebige, in lacunären Räumen blutführende Platten, mit innerem, aus parallelen, geraden soliden Stäbchen bestehendem Chitin (?) skelet und durchzogen von zahlreichen, der Aufnahme respiratorischen Wassers dienenden Canälen«<sup>2)</sup>. Mit dieser Definition tritt er LANGER entgegen, der in seiner Arbeit »über das Gefässsystem der Teichmuschel« gerade den Kiemen auf Grund seiner Injectionspräparate die schönsten Capillaren zuerkennt, und schliesst sich den Vertretern der lacunären Theorie an, die in MILNE-EDWARDS Fussstapfen tretend ihre Ansicht zur jetzt so ziemlich dominirenden erhoben.

Ich begann vor der Hand der Ansicht über den »prototypen« Character von Anodonta folgend, in jeder anderen Hinsicht mich aber noch vollständig neutral verhaltend, meine Untersuchungen mit ihr. Ich liess mich dabei von der Absicht leiten zunächst die Blutbahn in der Kieme festzustellen und dann der histiologischen Beschaffenheit des sie begrenzenden Gefässsystems und dem eigentlichen Kiemengewebe meine Aufmerksamkeit zu widmen. An die Feststellung dieser Verhältnisse schloss sich dann eine vergleichende Reflexion über die untersuchten Formen überhaupt.

Ich gelangte auf diesem Wege bald zu der Ansicht, dass ein so complicirtes Respirationsgefässsystem, wie es Anodonta aufweist unmöglich das einfachste Schema für den Kiemenkreislauf repräsen-

---

<sup>1)</sup> a. a. O. pag. 33.

<sup>2)</sup> a. a. O. pag. 42.

tiren könne, eine Ansicht, die sich im Laufe meiner Arbeit mit der wachsenden Anzahl der untersuchten Formen mehr und mehr bestätigte. Ein weiterer Beweis hierfür ist auch, dass wir es bei unseren Süßwassermuscheln wohl zweifellos mit Relicten mariner Formen zu thun haben, die beim allmäligen Zurückweichen des Meeres sich an ganz neue Existenzverhältnisse accommodiren und dem entsprechend metamorphosiren mussten.

Ich werde versuchen in diesen Zeilen meine Resultate so vorzulegen, dass sie mit der einfachsten Art des Kreislaufs beginnend und zur complicirteren fortschreitend, wenn ich so sagen darf, eine Art Entwicklungsreihe vom Niederen zum Höheren, soweit sie sich auf die Kiemen und ihren Bau beziehen, darstellen. Dieser Versuch wird jedoch bei der beschränkten Anzahl der bearbeiteten Formen nur Bruchstücke zu liefern im Stande sein. Es lassen sich bei einer ausgedehnteren Untersuchung gewiss noch einfachere Typen finden und ebenso passendere weniger crasse Uebergangsformen, welche die ganze Reihe zu einer aus zahlreicheren aber harmonischer in einandergreifenden Gliedern zusammensetzen.

Die

### Methode der Untersuchung

war in Kurzem skizzirt folgende. Nicht nur für Anodonta und Unio sondern auch für die marinen Formen standen mir fast ausnahmslos frische von der zoologischen Station in Triest bezogene Exemplare zur Verfügung. Nach Entfernung der Kieme aus der Muschel wurde zunächst ihr makroskopischer Bau untersucht und auf die Anordnung der schon mit blossem Auge sichtbaren gröberen zu- und abführenden Gefäße geachtet. Zur Klarlegung der feineren Circulationsbahnen dienten frische mit kaltflüssigem Berlinerblau oder Carmin von Herrn Professor Dr. KOLLMANN mit vollendetster Technik injicirte Exemplare, die bis zum Gebrauche in Alkohol conservirt wurden. Zum Nachweise der die innere Gefäßwand bedeckenden Endothelien wurden ebenfalls Injectionen mit 1 % Höllesteinlösung angewandt. Bei einigen Formen jedoch, wie z. B. *Mytilus* ersetzte schon das Uebergießen mit Lapislösung die misslungene Injection, indem schon durch sie allein die Endothelien in schärfster Weise sichtbar wurden, wenn man die circa 10 Minuten der Lösung ausgesetzte Kieme mit destillirtem Wasser gut abspülte und

einige Zeit der Wirkung des Lichtes aussetzte. Zu bemerken ist hierbei, dass die Kiemen schon vor der Uebergiessung mit süßem Wasser abgewaschen werden müssen, um nicht durch den bei Anwesenheit von Seewasser rasch entstehenden Niederschlag von Chlorsilber den Erfolg illusorisch zu machen. Pinselt man zugleich vorher die Epithelien vorsichtig ab, so wird die Silbereinwirkung überraschend scharf. Nur *Ostrea* und *Venus* untersuchte ich an Exemplaren, die frisch in Chromsäure gehärtet und dann in Alkohol aufbewahrt waren. Sie waren jedoch so gut erhalten, dass sogar die Cilien ihrer Flimmerzellen meist noch intact waren. Imbibitionen mit Carmin, Hämatoxylin und Osmiumsäure erleichterten in dubiösen Fällen wesentlich die Orientirung. Namentlich die Osmiumsäure empfiehlt sich zum Studium histologischer Details aufs Beste. Man muss sich nur hüten, sie zu lange einwirken zu lassen, da dann das betreffende Object zu dunkel und sehr brüchig wird, wodurch es die Anfertigung von Querschnitten ausserordentlich erschwert. Nicht minder empfiehlt sich die Hämatoxylinbehandlung, die ebenfalls Bilder von grösster Schärfe und Zierlichkeit liefert. Nebenbei hat sie die angenehme Eigenschaft das »Stützgerüst« nur sehr wenig oder gar nicht zu färben, so dass sie fast als eine Art Reagens auf diese Gebilde verwendet werden kann. Leider dunkeln aber die so gefertigten Präparate in verhältnissmässig kurzer Zeit so stark nach, dass die erst so erfreuliche Deutlichkeit in der unangenehmsten Weise getrübt wird. Von den in der angegebenen Weise behandelten Kiemen wurden dann Quer- und Längsschnitte gemacht; meist mussten sie zu diesem Zwecke in Paraffin eingebettet werden. Bei Kiemen jedoch von ganz besonders zartem Bau wie z. B. *Arca*, *Mytilus* und namentlich *Pecten*, deren Querschnitt eigentlich blos eine Summe von einzelnen durch sehr spärliches und zartes Gewebe verbundenen Gefässquerschnitten ist, empfiehlt sich die Einbettung in Glycerin-gelatine, ohne welche es nahezu unmöglich sein dürfte einen nur einigermaßen befriedigenden Querschnitt herzustellen. Diese Masse dient aber abgesehen davon, dass sie sich äusserst weich und angenehm schneidet noch nach geführtem Schnitt als Bindemittel für die in ihr eingeschlossenen zarten Gebilde, die sie zugleich in ihrer natürlichen gegenseitigen Lage erhält ohne eine Verschiebung zu gestatten. Allerdings muss vorher eine genügende Härtung in absolutem Alkohol erfolgt sein, damit die ganze Masse durch und durch gleiche Consistenz erlangt habe. — Zerzupfungspräparate leisteten



sowohl zur Sicherstellung des Festigkeitsgrades des Stützgerüsts und der Gefässwandungen, sowie zur Klarlegung der in letzteren eingeschlossenen Endothelien die besten Dienste. Um die chemische Zusammensetzung d. h. den eventuellen Kalkgehalt der sogenannten Stäbchencanäle zu prüfen, wurde Essigsäure als Reagens verwendet, die den Zupfpräparaten tropfenweis zugesetzt wurde. — Bei der grossen Complicirtheit der untersuchten Gebilde musste ich darauf bedacht sein durch Abbildungen die beschreibende Feder zu unterstützen. Es ist bei früheren dieses Thema behandelnden Abbildungen vielfach darin gefehlt worden, dass man durch zu grosses Schematisiren manches Characteristische verwischte oder nur Abbildungen von einzelnen Präparaten gab, die Details darstellten, ohne dass der Bau im Allgemeinen vorher entsprechend klar gelegt oder verstanden war. Ein Beweis hierfür sind die vielfach verkehrt nachgedruckten Abbildungen einzelner Autoren, auf welche ich schliesslich noch eingehen werde. Die beiliegenden Bilder habe ich selbst nach Präparaten gefertigt und war dabei mein Hauptbestreben bei einer naturgetreuen möglichst wenig schematischen Darstellung der Circulationsbahnen auch das für den Bau jeder Kieme Characteristische so scharf als möglich auszudrücken. Um manche wichtige Details zugleich mit gröberen Verhältnissen klar zur Anschauung zu bringen entwarf ich die Bilder auf Taf. XIV erst in Metergrösse und liess sie dann auf das beiliegende Format photographisch reduciren. Ich hielt es zugleich von Belang die zu- und abführende Blutbahn auf den ersten Blick kenntlich zu machen und stellte deshalb die zuführenden Gefässe blau, die abführenden roth dar. Ich will damit einigermassen die Beschaffenheit des in ihnen circulirenden Blutes characterisirt haben, dessen Gasaustausch sich jedoch nicht so striete auf die erwähnten gesonderten Bahnen localisiren lässt, sondern wohl an allen Puncten der feineren Gefässe vor sich geht. Die histologischen Details Taf. XV und XVI wurden ebenfalls nach Präparaten von mir abzubilden versucht. Sie bedürfen bei der Ungeübtheit des Zeichners wie die Bilder auf Taf. XIV gütiger Nachsicht.

Leider herrscht in Beziehung auf die zur gegenseitigen Verständigung gewählten Definitionen noch eine solche Willkür, dass man die über den ganzen Stoff bestehenden Missverständnisse leicht begreiflich findet. Es muss eine möglichst einheitliche und einfache Art der Bezeichnung angebahnt werden, ohne deren scharfes Aus-

einanderhalten ein gegenseitiges Verstehen noch lange nur ein schönes Ideal bleiben dürfte.

Ich bezeichne das ganze Respirationsorgan als »Kiemenapparat«. Dieser Kiemenapparat besteht meist aus je zwei auf jeder Seite zwischen Fuss und Mantel übereinanderliegenden blattartigen Ausbreitungen, den »Kiemen«. Jede dieser Kiemen hat eine obere und untere Fläche und einen mehr oder weniger convexen gegen den Schalenrand zu gelegenen »freien Rand« der in dem in der Schale stehenden Wasser flottirt, während der medianwärts gelegene Rand, an welchem sämmtliche Kiemen entweder durch Gewebszüge oder starke kurze Gefässäste mit einander verbunden sind »Insertionsrand« heisst. Die zwei Kiemen jeder Seite werden je nach ihrer Lage zum Fuss oder Mantel im ersteren Falle als »innere« im letzteren als »äussere« bezeichnet.

Die vier Kiemen unterliegen an Grösse, Gestalt und Dicke sowohl bei Individuen einer Art als auch bei verschiedenen Arten untereinander mannigfachen Schwankungen. Die Form der Kiemen richtet sich im Grossen und Ganzen so ziemlich nach der Form der Schale, die sie ungefähr um ein Dritttheil verkleinert darstellen. Der Einfachheit halber wird in Folgendem stets die innere Kieme abgehandelt werden.

Jede Kieme besteht wieder aus zwei am freien Rande in einander umbiegende, am Insertionsrand aber etwas auseinanderweichenden »Kiemenlamellen« oder »Kiemenblättern«<sup>1)</sup>. Je nach ihrer Lage gegen Fuss oder Mantel bezeichne ich sie in ersterem Falle als »mediale« im anderen als »laterale« Lamelle. Die mediale Lamelle wird also jedesmal die untere Fläche die laterale die obere einer Kieme darstellen. Zwischen diesen beiden eine Kieme bildenden Lamellen kann man vom Insertionsrand zum freien Rand hin eindringen und dieser Raum heisst »Interlamellarraum«. Ist er, wie es häufig der Fall ist, durch parallele Scheidewände in einzelne Fächer getheilt, die am freien Rande blind endigen, so heissen diese »Kiemenfächer«. Am Insertionsrand verlaufen die grossen »zu- und abführenden Gefässe, Sinus

<sup>1)</sup> Meine Bezeichnung »Kieme« deckt sich mit POSNER'S »Kiemenblatt,« das er dann wieder aus zwei Lamellen bestehen lässt. Da aber eine Lamelle eben ein Blatt ist, und bei dieser von ihm gewählten Bezeichnung ein Verständniss sehr schwer, ein Missverständniss sehr leicht ist, zog ich es vor die obige Definition zu geben.

branchialis afferens und efferens«. Ist derselbe im Verhältniss zu den an ihm sitzenden Kiemen sehr massig entwickelt, wie z. B. in Fig. 4, so bezeichne ich ihn als »Kiementräger«. Die zuführenden, venöses Blut aus dem Körper in die Kiemen leitenden Gefässe sind früher als »Kiemenarterien« die abführenden als »Kiemenvenen« bezeichnet worden. Letztere leiten das mit Sauerstoff gesättigte Blut zum Herzen zurück. Zwischen beide hatte man entweder ein System von echten Capillaren, oder von blutführenden Gewebslücken eingeschoben und dadurch an den respiratorischen Apparat der höheren Wirbelthiere erinnert. Nachdem nun aber die Acephalen kein Lungenherz, sondern nur ein Aortenherz haben und überdies der Character der zuführenden Gefässe durchaus nicht ermuthigt, sie »Arterien« zu nennen, so haben schon MILNE-EDWARDS u. A. vorgeschlagen einfach von zu- und abführenden Gefässen zu sprechen, welchem Vorschlage ich mich in den folgenden Zeilen anschliessen werde.

Die einfachste Anordnung der Circulationsbahnen bieten nach meiner Beobachtung die Kiemen von

### Arca Noë.

Schon bei makroskopischer Betrachtung stellt sich heraus, dass die einzelnen Lamellen nur durch eine grosse Anzahl zahlreicher fadenartiger in einer Ebene neben einanderliegender Gebilde entstehen, die sich bei genauerer Untersuchung als feine am freien Rande umgebogene blutführende Röhrchen manifestiren. Fig. 7 gibt schematisch einen vom Insertionsrand *IR* gegen den freien Rand *FR* senkrecht auf die Fläche der Kiemen gelegten Schnitt. Sie zeigt also den Querschnitt der zwei Kiemen einer Seite in der Weise, dass 1 den Querschnitt der medialen Lamelle, 2 denselben der lateralen Lamelle, beide zusammen den Querschnitt der inneren Kieme 1 + 2 darstellen, während 3 die mediale, 4 die laterale Lamelle der äusseren Kieme 3 + 4 geben. *IL* bezeichnet den zwischen 1 und 2 und 3 u. 4 befindlichen Interlamellarraum, der bei *FR* durch die Umbiegungsstellen *U* und *U*<sub>1</sub> der Kiemenröhrchen abgeschlossen in der Richtung der Pfeile unter *RW* aber dem umspülenden Wasser zugänglich ist. Der Insertionsrand *IR* ist ziemlich massig im Vergleich zur Lamellendicke entwickelt, verdient also den Namen eines Kiementrägers. Auf seinem Querschnitte sieht man die Lumina des grossen zuführenden (*Sba*) und der beiden abführenden



Gefässe (*Sbe* [Sinus branchialis afferens und efferens]),. Durch die ganze Länge des Kiementrägers entspringen nun parallellaufende seitlich comprimirt Röhren, die dicht neben einander liegend auf diese Weise die laterale Lamelle der inneren (2) und die mediale (3) der äusseren Kieme bilden. Am freien Rand biegen sie um, laufen gegen den Insertionsrand zurück und vervollständigen so durch Bildung der medialen Lamelle (1) der inneren und der lateralen 4 der äusseren Kieme die Kieme 1 + 2 und 3 + 4. Die Abschnitte 2 und 3 sind die »aufsteigenden«, die Abschnitte 1 u. 4 die »absteigenden Schenkel« je eines solchen Kiemenröhrchens. Die absteigenden Schenkel inseriren sich jedoch nicht am Kiementräger sondern laufen in flache seitlich comprimirt Häkchen aus, die in ihrer Gesammtheit den die Lamelle 1 u. 4 begrenzenden Randwulst darstellen, als dessen Querschnitt *RW* auf Fig. 1 zu betrachten ist. Unter ihm gelangt man in den Interlamellarraum.

Die sämtlichen Röhren lassen sich bei vorsichtiger Behandlung leicht von einander isoliren und bieten dann bei stärkerer Vergrösserung folgende Details. Das ganze Röhren ist mit feinem regelmässigen Flimmerepithel überzogen und nur in regelmässigen Abständen finden sich zu beiden Seiten des Röhrens sowohl am auf- als absteigenden Schenkel kleine rundliche Anschwellungen von grösseren Flimmerzellen, deren Wimpern wie die Borsten zweier gegen einander gehaltener Bürsten in die des nebenan liegenden Röhrens eingreifen. Fig. 10 *FB* zeigt eine solche Flimmerbürste. In Fig. 7 sind sie durch die rundlichen Knötchen *FB* schematisch ausgedrückt. Hiedurch ist eine wenn auch schwache doch sehr häufige Verbindung der in einer Lamelle nebeneinanderliegenden Röhrenschenkel gegeben, so dass eine ganze Lamelle ein rostartiges mit schmalen rechteckigen Spalten versehenes Gitterwerk darstellt. Diese Spalten sind rechts und links durch die Röhren, oben und unten durch je 2 Flimmerbürsten begrenzt. Durch diese schmalen von den Wimperhaaren der Flimmerzellen noch mehr verengten Spalten wird das Wasser gleichsam filtrirt und fliesst durch sie aus den Interlamellarräumen in den Zwischenkiemenraum je zweier Kiemen einer Seite (*ZR* Fig. 7), oder durchspült die Kiemen in der Richtung des Pfeiles auf derselben Figur bei *IL*. Pinselt man nun diese Epithelien an Osmium- oder Carminpräparaten vorsichtig ab, um die Structur der Kiemenröhrchen kennen zu lernen, so sieht man, dass der aufsteigende Schenkel mit weitem etwas faltigem Ursprung vom Kiementräger ausgeht. Diese faltenartige Er-



weiterung reicht bis circa ein Dritttheil des ganzen aufsteigenden Schenkels hinauf, wo sie sich dann zu einem bis zur Umbiegungsstelle sich gleichbleibendem Caliber des Röhrchens verjüngt. Diese faltige Ursprungsstelle besteht (Fig. 3) aus einer sehr zarten structurlosen Membran, die eine sehr feine Streifung zeigt und, wie Zupfpräparate beweisen, eine ziemliche Elasticität und Festigkeit besitzt. An ihrer gegen den Zwischenkiemenraum zu gelegenen Kante zeigt sich namentlich sehr schön an Carminpräparaten ein scharf begrenzter durch glänzend schwarze Pigmentkörper markirter Streif (*SG* Fig. 9), der die ganze Länge der faltigen Ursprungsstelle hinaufreicht. Gegen das zuführende Gefäss zu verschmälert er sich und senkt sich in dasselbe ein. An dieser Stelle scheinen zahlreiche Muskelzüge sich kreuzend von einem solchen Streif (dieselbe Figur *M*) zum anderen zu ziehen. Querschnitte, welche man an dieser Stelle durch die Ursprungsfalten legt, zeigen ähnliche Gestalt wie der Querschnitt einer sehr breiten Messerklinge. Das hintere rundlichere gegen den Zwischenkiemenraum gekehrte Ende zeigt zwei pigmentirte rundliche Wülste, dicht neben einander liegend, die Querschnitte von *SG*. Sie isoliren sich nie scharf von der Membran, sondern erscheinen nur als eine partielle Verdickung von ihr, in welche Pigment eingelagert ist und welche ihr eine Art Stütze geben. Im Gefässlumen finden sich dem feinen Saum der structurlosen quergeschnittenen Membran dicht anliegend, ovale an Carminpräparaten tief roth gefärbte glänzende Kerne. Legt man einen Querschnitt in der Höhe des Pfeiles bei *IL* Fig. 4 durch die Röhre, so wird er entsprechend ihrer bereits stattgefundenen Verjüngung mehr oval werden (Fig. 8). Die Wülste, die Querschnitte der Stützbalken, sind gegen die Mitte der Röhrenflächen gerückt *SG* und nicht mehr pigmentirt. Sie berühren sich entweder vollständig oder sind durch einen feinen Gewebzug mit einander verbunden, wodurch das Lumen des Rohrs in einen vorderen und hinteren Abschnitt geschieden wird. Im Lumen selbst finden sich wieder die schon erwähnten wandständigen Kerne. Den ganzen ziemlich elliptischen Querschnitt umgrenzt schönes Flimmerepithel.

Aeusserst interessant ist die Umbiegungsstelle am freien Rand. Während der ziemlich spitze Winkel zwischen auf- und absteigendem Röhrschenkel an vielen Röhrchen kaum durch eine kleine Falte ausgefüllt ist (Fig. 1 *U*), findet sich an jeder dritten bis vierten Röhre diese Falte so stark entwickelt, dass sie ein Viertel des auf- und absteigenden Schenkels einnimmt (Fig. 1 *U*<sub>1</sub> und Fig. 4).

Sie zeigt eine gewisse Aehnlichkeit mit der faltigen Membran an der Ursprungsstelle, ist jedoch in zahlreichere und tiefere Falten gelegt und viel hinfälligerer Natur als jene. Ihr gegen den Kiementräger zu gelegener Rand *R* ist schwach gekerbt und von stärkerem Gewebe durchzogen, wodurch es geschieht, dass sich an vielen Präparaten, wo am freien Rand die Röhrenschenkel aus ihrer Continuität sich trennten, nur der gekerbte Rand noch als Verbindung zwischen beiden Schenkeln bestehen bleibt. Sie zeigt eine an Osmiumpräparaten sehr deutliche äusserst feine Streifung und in ihrem Rand einzelne feine runde Kerne.

Am absteigenden Schenkel, der wie erwähnt in seiner ganzen Länge gleiches Caliber behält und in regelmässigen Abständen ebenfalls die Flimmerbürsten zeigt, fällt nur der flache Haken auf, in den er ausläuft (Fig. 1 *R IV*). Er ist etwas nach aufwärts gebogen, seitlich comprimirt und ziemlich spröder Natur, da er, wie das Röhrchen mit Ausnahme der faltigen Stellen überhaupt, leicht splittert. Auch er zeigt feine Streifen und kleine runde Kerne. Die durch ihn gemachten Quer- und Längsschnitte zeigten, dass sein Inneres von feinen Gewebzügen durchsetzt ist, wodurch ein spongiöses Netzwerk entsteht, das noch eine Strecke in den absteigenden Schenkel hinaufreicht.

Ich habe schon mehrmals die in allen Röhrenabschnitten befindlichen ovalen wandständigen Kerne erwähnt, die sich in Carmin tief roth färben. Sie sind nichts anderes als die Kerne von Endothelzellen. Ich hatte schon, ehe ich die Arcakieme untersuchte, in den Röhrchen von *Mytilus* die schönsten Endothelien gefunden und richtete auch hier mein Augenmerk auf ihren Nachweis nach abgepinseltem Epithel. Injectionen mit salpetersaurer Silberlösung förderten die Zellgrenzen zwar nicht in der Schärfe zu Tage, die ich schon früher zu bewundern Gelegenheit hatte, doch konnte man hier und da ihre unregelmässig in einandergreifende Contourirung auffinden. Nur eine einzige in Fig. ~~14~~ circa 300 mal vergrösserte Endothelzelle war in voller Schärfe abgegrenzt. Sie zeigt einen centralen Kern und unregelmässige sternförmige Ausläufer <sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Sowohl im vorderen als im hinteren Röhrenabschnitt fand ich häufig rundliche scharf contourirte, flache glänzende Zellen, mit centralem Kern, die, wie Zupfpräparate bewiesen, deutlich im Gefässlumen lagen und mit Froschblutkörperchen die grösste Aehnlichkeit hatten. Ich weiss sie nicht anders zu deuten als Blutkörperchen, was um so auffallender erscheinen mag, als die Mollusken doch sonst nur den weissen Blutkörperchen ähnliche Protoplasmaklumpchen als geformte Gebilde des Blutes besitzen.

Das Blut strömt also bei *Arca* in der in Fig. 1 durch Pfeile angedeuteten Richtung durch die Kiemenröhrchen. Diese sind an manchen Stellen faltig erweitert und hier und da von spongiösem Netzwerk durchzogen. Ihre Innenwand ist mit Endothel bekleidet. Die Blutbahn ist vollständig auf den auf- und absteigenden Schenkel je einer Röhre isolirt, nirgends finden sich Gefässverbindungen zwischen je zwei Röhrchen einer Lamelle oder zwischen denselben zweier Lamellen.

Eine überraschende Aehnlichkeit mit der eben beschriebenen zeigt die Kieme von

### ***Mytilus edulis.***

Fig. 12 gibt einen in derselben Weise wie bei *Arca* durch beide Kiemenflächen gelegten Querschnitt und Fig. 1 einen solchen durch eine Kieme nach abgepinselem Epithel (halbschematisch). Wieder bestehen die Kiemen hier aus einer Summe nebeneinander liegender, durch ihre auf- und absteigenden Schenkel die beiden Lamellen einer Kieme bildender allseitig geschlossener Röhren, die ebenfalls rechtwinklig vom zuführenden Gefäss *Sba* entspringen. Die absteigenden Schenkel aber sind hier länger als die aufsteigenden und überragen mit ihrem Randwulst, der diesmal je einen Sinus branchialis efferens einschliesst (Fig. 1 *Sbe*), den im Insertionsrand verlaufenden zuführenden Sinus. Beide Gefässe sind in dieser Figur geschlitzt dargestellt, in Fig. 12 sind sie im Querschnitt gezeichnet.

Das Kaliber der Röhrchen ist circa um das Doppelte gröber, als das der *Arcakiemenröhrchen*. Die Ursprungsstelle des aufsteigenden Schenkels in Fig. 1 — blau — ist mehr rundlich, im weiteren Verlauf jedoch wird und bleibt jedes Röhrchen seitlich comprimirt. Es zeigt demnach eine laterale und mediale Kante. Die Umbiegungsstelle am freien Rand *FR* bietet wesentlich einfachere Verhältnisse als die bei *Arca*. Man kann sie so auffassen, dass auf- und absteigende Schenkel durch ein kurzes Querstück (Fig. 13) verbunden werden. Beide überragen jedoch dieses Querstück um ein Weniges, indem sie sich einander hakenförmig entgegenkrümmen.

Die Röhren stehen weniger dicht als bei *Arca* nebeneinander, aber in regelmässigen Abständen verbinden Gewebszüge (*QV* Fig. 1) nicht nur die Schenkel einer Lamelle, sondern auch die Schenkel



beider Lamellen, indem sie den Interlamellarraum durchsetzen (Fig. 1  $QV_1$  u. Fig. 12  $QV_1$ ). Diese Gewebsbänder, welche aus zartem Gallertgewebe mit eingelagerten Kernen bestehen, inserieren sich an kleinen maulbeerförmigen Erhabenheiten, die wie die Flimmerbürsten bei Arca in regelmässigen Abständen an den Seitenflächen der Röhren oder ihren einander zugekehrten Kanten stehen (Fig. 1 u. Fig. 12  $E$ ). Diese Bänder sind mehr oder weniger eingekerbt und äusserst zerreisslicher Natur. Gefässhaltig sind sie nicht, da sie an den bestgelungenen Injectionspräparaten auch nie eine Spur von Füllung zeigten. Auf diese Weise kommt auch hier die Bildung von rechtwinkligen Fenstern nicht nur in der Fläche einer Lamelle, sondern auch in der Quere im Interlamellarraum zu Stande, die mit Flimmerepithel umgrenzt dem Wasser dieselbe Bahn durch die Kieme gestatten, wie bei Arca. Die Zartheit und Zerreisslichkeit der Gewebsbänder erklärt es, warum man sie nur an ganz frischen oder mit der grössten Vorsicht tingierten Kiemen zu sehen bekommt. In kürzester Zeit zerfällt die Kieme bei weniger zarter Behandlung in ein Büschel einzelner Fäden. Doch selbst wenn dies am lebenden Thiere durch irgend welche Verhältnisse eintreten sollte, und es scheint in der That bisweilen zu geschehen, so wäre es bei der vollständig geschlossenen Blutbahn gewiss ohne jeden Belang auf dessen Circulation und Athmung.

Pinselt man das aufsitzende Flimmerepithel vorsichtig ab, um einen klaren Einblick in den Bau der Röhren zu bekommen, so sieht man einen breiten hellen Streif in der Mitte jeder Seitenfläche hinziehen (Fig. 13). Er ist rechts und links von dunkleren Contouren eingefasst und zeigt wieder die feine schon erwähnte Streifung. Wie Querschnitte lehren ist er der optische Ausdruck verschiedener Dickenverhältnisse des Rohres. Fig. 14 zeigt drei Querschnitte von Röhren, die in einer Lamelle liegen und ein Gewebsband ( $QV_1$ ), das eines derselben mit einem solchen der anderen Lamelle verbindet. Ich habe Dutzende solcher Querschnitte angefertigt und immer dieselbe charakteristische Form erhalten, nie aber eine solche wie sie POSNER Taf. XXXII Fig. 22 und 27 abbildet. Diese Querschnitte zeigen, dass auch hier ein Stützgerüst in die Röhren eingefügt sich findet, das an verschiedenen Stellen eine verschiedene Dicke besitzt. Dieses Stützgerüst besteht aus zwei rinnenförmigen Leisten, die sich mit ihrer concaven Seite so zugewendet sind, dass sie ein ovales Lumen zwischen sich fassen (Fig. 14  $SG$ ). Ihre hinteren dickeren Enden legen sich mit scharf abgesetzter Fläche eng anein-



ander. Nach vorn verjüngen sie sich etwas, schwellen dann aber wieder zu einer auf Querschnitten schlegelförmig erscheinenden verdickten Kante an, mit welcher sie sich ebenfalls dicht aneinander legen. Sie sind glänzend weisslich und, wie Essigsäurereaction beweist, ohne eine Spur von kohlensaurem Kalk. Von ihrer inneren Fläche gehen in keinem Abschnitt des Röhrchens Gewebsbälkchen wie bei *Arca* ab, wohl aber liegen auch ihnen die schönen ovalen Kerne an (*E*).

Die Stützrinnen sind durch äusserst spärliches sie umgebendes Gewebe zusammen gehalten, das namentlich an der vorderen Kante massig entwickelt ist und eine grosse Anhäufung von kleinen ovalen Kernen zeigt. POSNER lässt es dahingestellt ob es blutführend sei oder nicht<sup>1)</sup>, ich muss mich auf Grund von Injectionen entschieden für letztere Ansicht erklären, da ich nie, wenn das Lumen noch so schön mit Injectionsmasse gefüllt war, in dem umliegenden mit Carmin tingirtem Gewebe auch nur eine Spur desselben nachzuweisen im Stande war.

Die vordere und hintere Kante, sowie einen Theil der Seitenflächen der Röhrchen überziehen Flimmerzellen, die jedoch ganz eigenthümlich angeordnet sind. Den hinteren Rand umsäumen 5 bis 6 Flimmerzellen von gewöhnlicher Grösse, dann folgt ein Abschnitt epithellosen Gewebes, dann eine weitere Lage von Zellen in der Mitte der Seitenflächen, deren Haare in die der nebenliegenden ähnlich wie bei den Epithelbürsten von *Arca* hinübergreifen. Auf diese folgt wieder ein epithelfreier Streifen, an der vordern Kante aber nehmen die Zellen allmähig von der normalen Grösse bis zum Dreifachen zu und ebenso ihre starken Borsten, die sich mit denen des nächsten Röhrchens kreuzen. Gegen die Mitte der vorderen Kante setzen sie wieder plötzlich scharf ab und fassen 4—6 Zellen gewöhnlicher Grösse zwischen sich. Ich hatte Gelegenheit, die Bewegung dieser Zellen an lebenden Thieren zu sehen. Die kleinen flimmerten ununterbrochen im lebhaftesten Tempo, über ihnen aber peitschten die langen Borsten der grossen Zellen in langsameren doch kräftigeren Schlägen hin und her, als ob sie sich in einem Charniere bewegten, an welcher Bewegung das Zellenprotoplasma durch Formveränderung sich energisch betheiligte. Einen ganz ausserordentlich zarten Anblick boten die nach Abpinselung des Epithels schon

---

<sup>1)</sup> a. a. O. pag. 41.

durch Höllesteintinction der frischen Kiemen in präzisester Schärfe nachweisbaren Endothelien. Sie bilden eine Mosaik von äusserst scharf contourirten mit unregelmässigen Fortsätzen in einandergreifender flacher Zellen mit centralem runden Kern. Sie fallen sofort durch eine grosse Aehnlichkeit mit der bei *Arca* gefundenen Zelle auf, was mit der grossen Aehnlichkeit des ganzen Kiemenbaues zusammen auf eine ziemlich nahe Verwandtschaft beider Thiere deuten dürfte. Das Blut steigt also bei *Mytilus* springbrunnenartig aus dem zuführenden Gefäss in den aufsteigenden Röhrenschenkel und durch den absteigenden in den grossen abführenden Kiemensinus und durch ihn zum Herzen zurück. Bei dem Fehlen eines das Gefässlumen theilenden Septums und der spongiösen Gewebslücken in den Röhren, wäre die Art der Circulation noch einfacher als bei *Arca*, durch das Vorhandensein von wirklichen Gewebsverbindungen zwischen den einzelnen Röhren aber stellt sich diese Kieme, wie in der Folge gezeigt werden wird, auf eine bereits vorgeschrittenere Entwicklungsstufe.

Bei den beiden abgehandelten Formen bestand jede Kieme aus zwei flachen nebeneinander liegenden Lamellen, die am freien Rande eine sehr seichte feine Kerbung zeigen (Fig. 1 *FR*). entsprechend den Abständen der einzelnen Röhren von einander. All diese Verhältnisse erleiden bei

### Venus Chione

eine wesentliche Veränderung. Bei ihr liegen die Kiemen flügel-förmig ausgebreitet zwischen Fuss und Mantel und die innere übertrifft die äussere gewöhnlich um die Hälfte an Grösse. Das Verhalten der zu- und abführenden Sinusse im Insertionsrand ist unverändert (Fig. 2). Es lässt sich aber nicht mehr eine Lamelle von der andern aufheben, da jetzt an die Stelle der schwachen Gewebsbänder wie bei *Mytilus* Septa getreten sind, die in regelmässigen Abständen zwischen den zwei Lamellen einer Kieme gegen den freien Rand hinziehen. Es wird hierdurch der Interlamellarraum in eine Anzahl paralleler Fächer getheilt, die seitlich vollkommen geschlossen am freien und Insertionsrand offen sind, und das Wasser ein- und ausströmen lassen »Kiemenfächer« (*KF*). Vom zuführenden Gefäss aus, das in Fig. 2 im Interesse der Deutlichkeit weggelassen wurde, verlaufen nun rechtwinklig durch die ganze Länge jedes Septums ebensoviele parallele Gefässe (*KG*) als Septen vorhanden sind. Diese

Gefäße liegen in ihrer Gesamtheit wie die Zähne eines Kammes neben einander und wurden deshalb schon von früheren Autoren treffend als »Kammgefäße« bezeichnet. Die Zwischenräume zwischen je zwei Septen und den in ihnen verlaufenden Kammgefäßen werden durch circa 20—30 parallel in gleichen Abständen neben einander liegenden seitlich stark comprimierten Röhrenchen eingenommen, die circa ein Dritteltheil des *Mytilus*-Kalibers stark sind, circa 50  $\mu$ . (Auf der angeführten Figur sind der Klarheit halber nur fünf Kiemenröhrenchen zwischen die zwei Kammgefäße gezeichnet und das letztere umgebende Septalgewebe ist aus demselben Grunde weggelassen. Auf dem Querschnitt Fig. 16 dagegen ist es als *S* in seiner vollen Mächtigkeit abgebildet.) Diese Röhrenchen liegen aber nicht wie bisher in einer Ebene nebeneinander, sondern wie Querschnitte (Fig. 16) beweisen, in schwach wellenförmiger Anordnung zwischen je zwei Septen. Eine ähnliche wellenartige Anordnung zeigt der freie Rand. Die in der Mitte zwischen zwei Septen liegenden Röhrenchen sind höher als die den Septen zunächst liegenden, wodurch der freie Rand wie gezackt erscheint. Die Umbiegungsstellen derselben sind etwas kolbig aufgetrieben und zeigen einen schwachen Anklang an eine faltige Membran (Fig. 2 *FR*).

Von den Kammgefäßen rechtwinklig in regelmässigen Abständen abzweigend durchsetzen parallele Querverbindungen von viel stärkerer Entwicklung als bei *Mytilus* die Röhrenchen in der Art, dass sie dieselben am hinteren Dritteltheil ihrer Seitenflächen durchbohrend von einem Kammgefäß zum anderen ziehen (*QA*). Hierdurch entsteht wieder eine Unzahl rechteckiger Fenster, die die ganze Kieme in ein Gitter verwandeln. Diese Querverbindungen sind aber jetzt wirkliche Queranastomosen, oder Quergefäße, umgeben von einer ziemlich bedeutenden Muskelschicht, die in Carminpräparaten eine deutliche Streifung zeigt. Auf Querschnitten lässt sich das Gefäßlumen unzweifelhaft nachweisen. Von der Fläche gesehen zeigen sie eine eigenthümlich regelmässige Zeichnung, welche theils durch die Streifen der Muskelfasern, theils durch die Mündungen der Quergefäße in die Röhrenchen entstehen. Diese Mündungsstellen sind auf Fig. 2 neben dem Kammgefäße unter dem abgeschnittenen Röhrenchen gezeichnet. Es kann hier nicht mehr von einem auf- und absteigenden Röhrenschenkel wie bei *Arca* und *Mytilus* die Rede sein, da ja die Kammgefäße die aufsteigenden, sämmtliche Röhrenchen aber, in welche das Blut durch die Queranastomosen einfließt, die absteigenden Schenkel vertreten würden. Denkt man sich die bei-

den Lamellen der zuführenden Schenkel bei *Mytilus* (Fig. 12 blau) in eine zusammengeschoben, dabei die Zahl der zuführenden Schenkel bedeutend reducirt, ihr Caliber aber bedeutend vergrössert, so sind von 2 Lamellen jeder Kieme nur mehr die rothen d. h. die mediale der inneren und die laterale der äusseren stehen geblieben, die laterale der inneren und die mediale der äusseren (blau) sind zu einer verschmolzen, die zwischen den restirenden liegt. Denkt man sich ferner diese Lamelle durch Quergefässe mit den beiden andern in Communication gesetzt, so haben wir unsere Venus, bei der die Summe der Kammgefässe als eine eingeschobene Lamelle betrachtet werden könnte. Der *Mytilus*kiemenapparat würde aber durch diese Modification auf je eine Kieme zu jeder Seite reducirt, während wir bei Venus beiderseits deren zwei haben.

Die Septa finden sich, wie Querschnitte (Fig. 16), ziemlich massig und schliessen die Kammgefässe ein. Durch diese Breite und Massigkeit kommt es, dass man bei Versuchen, zwei Lamellen von einander abzuheben, jedesmal die zwischen zwei Septen liegenden Röhrchen abreisst, während erstere stehen bleiben.

Die Röhrchenquerschnitte haben wieder ein Stützgerüst in Form von Leisten, welche gegen das Lumen vorspringen. Es ist elastischer Natur und nur eine partielle Verdickung der structurlosen Gefässwand. Kohlensaurer Kalk ist in ihnen nicht nachweisbar. Der auf Fig. 16 die Röhrchenquerschnitte verbindende dunkle Streif ist ein Querparallelgefäss, über welchem der Schnitt dicht wegging. Die Endothelkerne schienen an Carmininctionen theilweise vorhanden zu sein. Ein endgültiger Nachweis durch Höllesteinbehandlung war, da die Kiemen bereits in Alkohol conservirt waren, nicht mehr möglich.

Das die Röhrchen umkleidende Flimmerepithel zeigte nichts Erwähnenswerthes.

Von einem secundären Stützgerüst im Sinne POSNER's<sup>1)</sup> konnte ich nichts finden, ebenso wenig die bei ihm erwähnten in die Septalräume hineinragenden Röhren, die seine Fig. 15 im Querschnitt zeigt.

Die Röhrchen münden in das abführende Gefäss auf meinen Präparaten einfach durch eine schlitzförmige Oeffnung und ohne eine Andeutung des arkadenförmigen Stäbchenursprungs wie ihn POSNER allen seinen untersuchten Formen zuerkennt.

<sup>1)</sup> a. a. O. pag. 38.



In dem Schema dieses Kiemenbaues haben wir eine Uebergangsform nach zwei Seiten hin erreicht. Einmal durch das Auftreten der Septa und der in ihnen eingeschlossenen Kammgefässe, sowie der Queranastomosen, dann aber auch durch die bereits wellenartig zwischen den Septen angeordneten Kiemenröhrchen. Denken wir uns diese schwach wellige Erhebung soweit reducirt, dass beide Lamellen flach und parallel stehen, so werden wir mit einiger Modification eine Uebergangsstufe zum Kiemenbau von Anodonta und Unio bekommen. Denken wir uns aber die Wellen höher und zu Falten werdend, so bekommen wir die von tiefen Furchen eingekerbten Querschnitte von Ostrea, Pinna und endlich die freistehenden Coulissen von Pecten. POSNER bezeichnet diese Wellenlinien sehr passend mit Wellenberg und Wellenthal, indem er unter ersterem die faltige Erhebung unter letzterem die zwischen den Falten liegenden Einsenkungen versteht. Diese Faltenbildung ist bei

### **Ostrea hippopus und edulis**

um circa das Doppelte stärker prononcirt als bei Venus. Auch unterscheidet sich ihr Kiemenapparat von letzterer durch das Vorhandensein eines wulstigen Mundtentakels, an dessen Bildung sich die äusseren und inneren Kiemen beteiligen. Ferner besitzt sie je drei Kiemen auf jeder Seite. Die Streifung der Kiemen ist durch die tiefere Einsenkung der Wellenthäler deutlicher geworden und fällt namentlich an Tinctionspräparaten auf, an welchen sich das in ihnen verlaufende Stützgerüst wenig gefärbt hat. Zugleich lassen die 12—15 Kiemenröhrchen, welche eine Falte bilden, wie es scheint keine Fenster mehr zwischen sich, sondern diese durch Kiemenröhrchen und Queranastomosen gebildeten sehr langen und schmalen Maschen sind durch zartes Gallertgewebe ausgefüllt. So zeigt es wenigstens Fig. 17 im Querschnitt als *G* neben den übrigen Verhältnissen. Die Röhrchenquerschnitte sind vollständig rund, aber von ungleicher Dicke, indem sie an ihrer dem Interlamellarraum zugekehrten Hälfte ein rinnenartiges Stützgerüst aufweisen (*SG*). Ausser diesem Röhrchenstützgerüst findet sich aber noch ein weiteres in den Wellenthälern, als Leisten, die mit einer hinteren abgerundeten Kante divergiren, mit ihrer vorderen scharfen aber sich aneinanderlegen. Ihr Querschnitt (*SG<sub>1</sub>*) ist mandelförmig. In dem durch diese Anordnung zwischen ihnen frei bleibenden Raum verläuft je ein Kammgefäss für jede Lamelle (*KG*). Diese regelmässig ange-

ordneten Kammgefässe verbindet stets ein kurzes Septum (*S*). PosNER behauptet<sup>1)</sup>, dass diese Septa nicht regelmässig je zwei Wellenthäler zweier Lamellen mit einander verbänden, sondern unregelmässig mit Ueberspringung von je 1 oder 2 derselben. Ich habe sie immer regelmässig gefunden, gebe jedoch zu, dass die leichte Zerreislichkeit der Septa Bilder zu Tage fördern kann, die zu der angeführten Anschauung führen. Die Queranastomosen entspringen in regelmässigen Abständen aus den Kammgefässen (Fig. 18 *QA*) und zeigen eine ganz auffallende Zeichnung, die am deutlichsten bei Hämatoxylinbehandlung sichtbar wird. Sie entsteht theils durch die Streifung, welche die ihnen eingelagerten Muskelbündel bedingen, theils durch die Gliederung der Kiemenröhrchen.

Bei sämmtlichen bisher abgehandelten Formen bestand das Stützgerüst nur in einer partiellen Verdickung der Röhrenwandungen, hier tritt aber noch eine Complication desselben durch die in den Wellenthälern gelegenen Leisten auf. Wir haben also hier ein primäres Stützgerüst (*SG*) und ein secundäres bedeutend stärkeres (*SG*<sub>1</sub>), welches noch seitlich durch schwächere Leisten verstärkt ist, die regelmässig zu beiden Seiten der grossen Stützleisten stehen und ebenfalls einen blutführenden Canal zwischen sich fassen (*SG*<sub>2</sub> Fig. 11).

Löst man zwei Lamellen vorsichtig aus ihrer Continuität und betrachtet sie vom Interlamellarraum (*IL*) aus (Fig. 12), so zeigt sich, dass das secundäre Stützgerüst eine deutliche Gliederung (*GL*) aufweist, wodurch es in eine Anzahl einzelner aneinander gefügter Stücke zerfällt. Jedes dieser Stücke ist mit dem entsprechenden des nächsten Wellenthales durch ein stark entwickeltes Gewebsbündel verbunden, das zahlreiche Muskelfasern einschliesst (*M*). Diese in den Gewebsbrücken von einer Leiste zur anderen ziehenden Muskelbündel verlaufen theils bogenförmig, theils kreuzen sie sich. Durch die regelmässige Anordnung der Gewebsbrücken kommt es zur Bildung von Fenstern, die aus dem Interlamellarraum in die Falten führen. Da die Falten selbst nicht von Fenstern durchsetzt sind bespült sie das Wasser nur auf ihrer Aussenfläche. Auf ihrer Innenfläche werden sie von dem im Interlamellarraum fliessenden Wasser, das durch die durch die Muskelbrücken gebildeten grossen Fenster in die Falten gelangt, bespült.

Das Stützgerüst zeigt einen grossen Grad von Elasticität, namentlich das bedeutend reducirte der Kiemenröhrchen. Ich sah sie in manchen Präparaten aus ihren Verbindungen gerissen und drei

<sup>1)</sup> a. a. O. pag. 38.

bis viermal ohne einzureissen um ihre Längsaxe torquirt. Die secundären Leisten zeigen einen matten Glanz, knorpelähnliche Consistenz und keine Spur von kohlenisaurem Kalk. Einen Stützleistenquerschnitt, wie ihn POSNER Fig. 26 *c* abbildet, bekam ich nie zu Gesicht.

Der Uebergang der Röhrechen am freien Rande von einer Lamelle in die andere ist der bereits bekannte bogenförmige. Ein Endothelnachweis in irgend einem Abschnitt des Gefässsystems musste aus denselben Gründen, wie bei Venus unterbleiben.

Die Anordnung des Flimmerepithels zeigt in keiner Hinsicht Abweichungen von der gewöhnlichen bereits beschriebenen.

Zu

### *Anodonta piscinalis*

bilden Venus Chione und Ostrea den Uebergang durch ihre Septa, ihre Kammgefässe, Queranastomosen und das bei letzterer alle diese Gebilde bereits verbindende spärliche Gallertgewebe. Dieses überwiegt aber bei *Anodonta* in solcher Weise, dass ihre Kieme zwei mit Gefässen versehene Gewebslamellen darstellt, während bei den beiden letzten Formen noch die Gefässe als das überwiegende Kiementelement hervortraten. Ein Unterschied von ihnen ist dadurch gegeben, dass keine Faltenbildung vorhanden ist, sondern beide Lamellen flach neben einander liegen. Nachdem das Blut vom Eingeweidesack kommend ohne jede Herzthätigkeit das BOJANUS'sche Organ passirt hat, ergiesst es sich in die grossen zuführenden Gefässe im Kiemeninsertionsrand — Vasa branchialia afferentia. Fig. 5 gibt diese Verhältnisse in der Weise, dass sie die mediale Lamelle einer inneren Kieme halb umgeschlagen darstellt und hierdurch einen Blick in den Interlamellarraum und auf die innere Fläche der äusseren Lamelle gestattet.

Im Insertionsrand *IS* verlaufen das grosse zu- (*Sba*) und abführende Gefäss (*Sbe*). Von ersterem aus fliesst das Blut in die in regelmässigen Zwischenräumen abgehenden Kammgefässe *KG*, welche die Septa in ihrer ganzen Länge durchsetzen. Von diesen gehen von Zeit zu Zeit kurze Aeste ab, um als Kammgefässe auf die mediale Fläche überzugehen (Fig. 5 *VA* und Fig. 6 *VA*). Von LANGER sind diese Verhältnisse bereits trefflich abgebildet worden. Ich habe an Anodontenkiemen zwischen 40 bis 60 Kammgefässe gezählt, woraus ersehen werden kann, dass, da sich an jedem Kammgefässe solche Anastomosen finden, derartige Gefässverbindungen sehr zahlreich sind. Es ist durch die bisher angestellten Untersuchungen

hinreichend constatirt worden, dass durch diese Kammgefäße auf den den Interlamellarraum begrenzenden Flächen zweier Lamellen ein dichtes respiratorisches Netz entsteht. In Fig. 5 blau. Die Anordnung dieses Netzes ist eine sehr regelmässige, indem die Kammgefäße unter einander durch circa 30—50 parallele rechtwinklig von ihnen abgehende Quergefäße durch die ganze Kiemenbreite anastomosiren (*QA*). Die Länge einer solchen Queranastomose ist entsprechend den geringen Abständen der Kammgefäße von einander nur gering, aber trotzdem strömt das Blut von beiden Endpunten in diesen Canal. Eine weitere Communication, die sich in Form von Längsanastomosen (*LA*) zwischen je zwei Queranastomosen findet, vertheilt die Blutbahn auf eine noch grössere Oberfläche. Hierdurch entsteht ein viereckiges Maschennetz von Gefässen. Jede dieser Maschen umrahmt eine circa  $\frac{1}{10}$  Mm. hohe und  $\frac{1}{20}$  Mm. breite Oeffnung, welche die Lamelle durchsetzt. Sie nehmen in einer Anzahl von je 10—20 in einer Linie in paralleler Anordnung den Raum zwischen zwei Septis ein und münden auf der dem Interlamellarraum zugekehrten Fläche mit kleineren und rundlicheren Oeffnungen (*RL*<sub>1</sub>). Sie stellen demnach kurze Canäle dar, welche die Dicke einer Lamelle durchsetzend, das Wasser aus dem Interlamellarraum leiten und eine allseitige Bespülung der Gefässverbindungen erleichtern. Sie sind mit Flimmerepithel ausgekleidet, das in den Flimmerbeleg des Interlamellarraums übergeht (Fig. 6 *RC*). POSNER<sup>1)</sup> hat diese Canäle »Wassercanäle« genannt, kein sehr glücklicher Name, weil trotz seiner beigegebenen Erklärung eine Verwechslung mit Wassergefässen stets naheliegen wird. Ich nenne sie in Hinsicht auf ihre physiologische Bedeutung »respiratorische Canäle«. Ich habe auf einem halben □ Centimeter 612 solcher Oeffnungen gezählt. Nimmt man nun den Flächeninhalt einer normal entwickelten Kieme zu 12 □ Centimeter an, so ergibt sich die Summe von 14688 respiratorischen Canälen auf einer Lamelle, also für die 8 Lamellen des ganzen Kiemenapparates in runder Summe 100000. —

Die Längsanastomosen (Fig. 5 *LA*) verlaufen bald einfach bald gegen die Queranastomosen zu gabelig getheilt und besitzen in das Gewebe hinein eine gewisse Tiefe, die sich an Injectionspräparaten sehr häufig und deutlich constatiren lässt (*LA*<sub>1</sub>). Sie setzen das zuführende respiratorische Netz mit einem ihm aufliegenden congruenten abführenden Netz auf der medialen Lamellarfläche (Fig. 5 roth)

<sup>1)</sup> a. a. O. pag. 11.



in Verbindung. Die Verbindung dieser beiden Gefässbahnen kommt dadurch zu Stande, dass die Längsanastomosen häufig in derselben gabeligen Theilung, die sie in der Fläche einer Lamelle zeigen, die Dicke des Lamellengewebes durchsetzen und mit einem Schenkel im zu- mit dem andern im abführenden Netz wurzelnd die Communication beider bewerkstelligen. Dieses äussere abführende respiratorische Netz ist aber noch durch ein ihm aufliegendes System von parallelen regelmässigen die ganze Kiemenbreite durchsetzenden Canälen, den sogenannten Stäbchencanälen, erweitert. Sie stehen durch kurze Anastomosen, wie Fig. 5 in der Nähe von  $LA_1$  unter dem entfernten Canal zeigt, mit den Längsgefässen in Verbindung. Am Insertionsrand ergiessen sie sich direct in das abführende Gefäss. Jeder Canal verläuft zwischen einem Stützgerüst von zwei Stäbchen (Fig. 6 S), die wulstig hervortretend wie niedere Leisten auf den Lamellen aufliegen. Am freien Rand gehen sie bogenförmig in die der anderen Lamelle über. Wir haben in ihnen eine Erinnerung an das bisher in keiner Kieme fehlende Stützgerüst. Der Querschnitt dieser Stäbchen ist oval, und zeigt an den einander zugekehrten Seiten je zweier eine leichte Einkerbung. In der Mitte des Querschnittes (Fig. 6 S) zeigt sich regelmässig, namentlich deutlich an Osmiumpräparaten, eine feine Spaltung, die zusammengehalten mit der erwähnten Kerbung den Eindruck macht, als ob das ganze Stäbchen durch Einrollung einer flachen Leiste, wie wir sie z. B. bei *Ostrea* gehabt haben, zu Stande gekommen wäre.

Wesentlich aber unterscheiden sie sich von den bereits abgehandelten Stützleisten dadurch, dass sie nicht elastisch sondern spröde und zerbrechlich und sehr reich an kohlensaurem Kalk sind. Es finden sich häufig quere sich kreuzende Muskelbündel von einem zum anderen ziehend, die an die Muskelbänder bei *Ostrea* erinnern. An der Stelle wo sie die Queranastomosen überbrücken, sind die Stäbchen gegliedert, um bei Formveränderungen der Kieme nicht zu zerbrechen. Ihr Ursprung im abführenden Gefäss ist arcadenförmig, wie er bereits von LANGER und POSNER geschildert wurde.

Der zwischen ihnen verlaufende Canal ist mit zartem und spärlichem Schleimgewebe überbrückt und mit Flimmerepithel überzogen, wodurch es zur Bildung von den zwischen je zwei Stäbchen liegenden sogenannten Flimmerrinnen kommt. Im abführenden Gefäss münden sie in eine Art spongiöses Maschenwerk, welches den oberen Abschnitt desselben einnimmt, während die Kammgefässe sich in den unteren Abschnitt direct ergiessen.

Es stimmt diese Darstellung des Kiemenkreislaufs in der Hauptsache mit LANGER's Angaben überein, der vollkommen klar das äussere und innere respiratorische Netz mit seinen breiten Quer- und schmalen aber tiefen Längsanastomosen und dem aufliegenden System der Stäbchencanäle beschrieb. Neu ist der Nachweis, auf welche Weise die Längsanastomosen die Verbindung der beiden respiratorischen Netze herstellen und mit den Stäbchencanälen communiciren. Als wichtig ist ferner hervorzuheben, dass, wie Injectionspräparate beweisen, in jede der breiten Queranastomosen von ihren Endpuncten am Kammergefässe aus, also von zwei Seiten her das Blut einströmt und erst nach vollständiger Füllung derselben in die viel engeren Längsanastomosen übertritt, von welchen es dann in das äussere Netz geleitet wird.

Man kann bei allen Injectionen die Erfahrung machen, dass sich zuerst die zuführende Bahn füllt und erst nach einem gewissen Füllungsgrad der Farbstoff in das äussere Netz hinausgeleitet wird. KOLLMANN<sup>1)</sup> betont bei Injectionen vom Sinus Bojani aus wiederholt gesehen zu haben, dass der Farbstoff auf der zuführenden Bahn bis an die freien Kiemenränder vordringt, dann erst die innere Lamellarfläche verlässt, um das äussere respiratorische Netz zu füllen. POSNER<sup>2)</sup> hat LANGER und VON HESSLING unrichtig aufgefasst, wenn er meint, diese beiden Beobachter nähmen in jeder Lamelle ein inneres arterielles oder zuführendes und zwei äussere venöse oder abführende Capillarsysteme an. LANGER<sup>3)</sup> erwähnt ausdrücklich nur die Anwesenheit zweier Netze in einer Lamelle und hebt nur hervor, dass zu dem System der zurückführenden Gefässe auch die Stäbchencanäle gehören.

Der injicirte und mit Osmiumsäure behandelte Querschnitt (Fig. 6) zeigt die beiden Kiemenlamellen und zwischen ihnen den Interlamellarraum (*IL*) begrenzt von den Querschnitten der Septa (*Sp*). In diesen Septis steigen, wie schon oben erwähnt, die von den Kammergefässen ausgehenden Verbindungsäste (*VA*) von einer Lamelle zur anderen herüber. Die eine Lamelle zeigt den Schnitt durch die breiten Queranastomosen (*QA* und *QA*<sub>1</sub>) und durch ein abführendes Sammelgefäss nebst den Querschnitten der Stäbchencanäle und ihren Verbindungen mit *QA*<sub>1</sub>. Die andere Lamelle ist so getroffen, dass man von oben in die feinen respiratorischen Canäle hineinsieht,

<sup>1)</sup> a. unten anzuführenden Ort pag. 95.

<sup>2)</sup> a. a. O. pag. 10.

<sup>3)</sup> a. a. O. pag. 47.

welche durch die Fenster in den Interlamellarraum führen. In diese Schnitte sind zugleich die histologischen Details, bestehend aus Spindel- und Sternzellen, hinein gezeichnet, nebst den sich häufig findenden, namentlich an Osmiumpräparaten sehr schön sichtbaren pigmentirten krümeligen Concrementen. Jeder Schnitt an gut injicirten Präparaten zeigt, dass die Ausbreitung der Queranastomosen sich auf die äussere und innere Lamellarfläche beschränkt und dass das eigentliche Lamellengewebe an allen zwischenliegenden Stellen blutleer ist. Dieses Gewebe zeichnet sich aus durch seinen Reichthum kugelig durchsichtiger Gebilde von kohlensaurem Kalk, welche die Zwischenräume zwischen den Gefässen ausfüllen. Nur jene schmalen Stellen zwischen den respiratorischen Canälen, welche die Längsanastomosen tragen, die das Blut vom inneren zum äusseren Netz herüberführen, sind blutführend. Aber auch hier wird weder die ganze Länge noch die ganze Breite von den Anastomosen ausgefüllt. Es bleibt stets noch ein Theil des Parenchyms frei.

Diese Querschnitte zeigen entgegen POSNER auf das deutlichste, dass eine scharfe Grenze existirt zwischen den zu- und abführenden respiratorischen Netzen, eine Thatsache, die er geneigt ist<sup>1)</sup> zu bestreiten, obwohl er zugibt, dass das einströmende Blut sich zunächst in gleicher Ebene hält und erst später ins abführende Netz übertritt. Seine Ansicht, dass das ganze Gewebe ein blutführendes System von Lücken sei, aus welchen sich nur Epithelien und die Lumina der respiratorischen Canäle abheben, dürfte wohl eine Folge zu starker Injectionen sein, bei denen Extravasate stattgefunden haben. Die naturgetreuen Bilder hat er dann vor sich, wo er — pag. 14 — auf dem Querschnitt nur die Septa und den zunächst anstossenden Theil der Lamellen injicirt sah. Er führt für seine Ansicht die Beobachtung von gut durchschnittenen Septen nahe der Basis auf, an welchen leiterartig angeordnete Bindegewebsbalken quer das Bild durchziehen. Die Lücken zwischen ihnen bezeichnet er als Blutbahn. Dieser Angabe steht zunächst die anatomische Thatsache entgegen, dass man gerade an einem Septum in der Nähe der Kiemenbasis nur ein bestimmt begrenztes Gefäss sieht (Fig. 6 VA), welches von einer Lamelle zur andern herüberzieht. An entsprechenden Präparaten konnte ich auch bei starker Vergrösserung nicht constatiren, dass die Injectionsmasse diffus in das Gewebe übergetreten wäre. Ich bestreite nicht die leiterartig angeordneten

<sup>1)</sup> a. a. O. pag. 15.

Züge des Schleimgewebes, welche von einer Fläche des Septums zur anderen herüberziehen und deren Nachweis namentlich an der mit Brut gefüllten Kieme leicht ist, aber ich habe niemals gesehen, dass in die Gewebstücken Injectionsmasse eingedrungen wäre. — Eine andere Frage ist es, ob das respiratorische Netz der Quer- und Längsanastomosen, ferner der Stäbchencanäle mit Endothel ausgekleidet sei oder nicht. POSNER vertritt entschieden letztere Meinung, wodurch diese ganze Blutbahn in das Gebiet der lacunären, also endothelfreien Räume gehörte. Aber diese Anschauung könnte zu Recht bestehen, trotz der unbestreitbaren Regelmässigkeit und Symmetrie dieser respiratorischen Bahn. Hat doch POSNER selbst hervorgehoben, die Aehnlichkeit mit echten Capillaren sei geradezu täuschend. Die Annahme eines lacunären Netzes kann also richtig sein, ohne dass doch der Verbreitung des Blutes in der Kieme jegliche bestimmte Grenze entzogen wird. Ich betone, in jeder Kiemenlamelle existiren zwischen äusserem und innerem respiratorischen Netz und den Septis ansehnliche Gebiete, von denen der directe Blutstrom ausgeschlossen ist. Er bewegt sich vielmehr innerhalb gewisser Grenzen, von denen hier noch unentschieden bleiben soll ob sie lacunär sind oder capillar. Nach meinen Untersuchungen existirt also in der Kieme noch intervasculäres Gewebe. Es ist entschieden ein Verdienst POSNERS auf Schnitten parallel zur Oberfläche der Kiemen nachgewiesen zu haben, dass die Bahnen des respiratorischen Netzes von Zügen des Schleimgewebes durchsetzt sind, zu weit aber ging er gewiss, als er die Existenz eines Gewebes überhaupt zwischen diesen scharf begrenzten Lacunen läugnete.

Was die Endothelfrage betrifft, so misslangen mir leider alle Versuche dasselbe nachzuweisen und doch bin ich überzeugt, dass es vorhanden ist und nur durch den grossen Schleimreichthum der Kieme der Erfolg einer Injection mit Höllesteinlösung vereitelt wird.

Bei

### **Unio margaritifera**

finden sich vollständig dieselben Verhältnisse. Merkwürdig ist bei ihr die kurze Anastomose (VA Fig. 5) entwickelt, welche an Injectionspräparaten jedesmal als ein kleiner mit Injectionsmasse gefüllter aufgetriebener Sack erscheint. Die Stäbchen sind etwas grö-



ber als bei Anodonta und zugleich brüchiger. Schneidet man eine Kieme mit der Scheere durch, so fühlt man ein deutliches Knirschen, welches eben durch die stark kohlensauren Kalk haltigen Stäbchen verursacht wird, die auf Essigsäurezusatz, nachdem man sie möglichst isolirt hat, einer bedeutenden Veränderung unterliegen, indem ihre Contouren uneben und theilweise verwischt werden.

Kehren wir nach der Betrachtung dieser beiden Najadenkiemen wieder zu unserer Venus und Ostrea zurück, so sehen wir sie

- 1) was Faltenbildung anlangt
- 2) durch das Auftreten eines secundären Stützgerüsts — Ostrea — den Uebergang zu

### **Pinna nobilis**

bilden. Schon das unbewaffnete Auge bemerkt, dass die Kieme durch tiefe feine Furchen der Quere nach gerieft ist. Bei schwacher Vergrösserung wird deutlich, dass Falten, dicht aneinandergereiht, die freien Kiemenflächen besetzen. Diese Faltenbildung culminirt bei Pinna in einer Weise, dass die Flächenvergrösserung durch die coulissenartig aneinandergestellten Falten eine wahrhaft erstaunliche wird. Fig. 3, welche nach links zwei solche Falten (*F* und *R*) darstellt, die gegen den freien Rand zu auf der Figur abgeschnitten sind. In Wirklichkeit nehmen sie gegen diesen zu an Höhe bedeutend ab und verleihen ihm ein eigenthümlich krausenartig gefälteltes Ansehen. Die mediale Lamelle der inneren und die laterale der äusseren sind breiter als die laterale der inneren und die mediale Lamelle der äusseren Kieme und müssen sie daher, sowie die im Insertionsrand verlaufenden grossen zu- und abführenden Gefässe überragen. Sie setzen sich daher mit dem grossen abführenden Gefäss, welches auf Fig. 3 weggesehritten ist, durch zahlreiche kurze Anastomosen in Verbindung (*A*), welche den in den betreffenden medianen Rändern der genannten Lamellen bandartig verlaufenden abführenden Sammelcanal (*SC*) mit dem abführenden Hauptcanal in Verbindung setzen.

Die Septa mit ihren Kammgefässen (Fig. 3 *KG*) finden sich wie bei Anodonta. Ebenso das innere respiratorische Netz der zuführenden Gefässe mit seinen Längs- und Queranastomosen (*LA* u. *QA*). Erstere verlaufen aber oberflächlich, nicht die ganze Dicke einer Lamelle durchsetzend und lassen ferner die gabelige Theilung vermissen.

Wieder findet sich in jeder Gefässmasche ein mit Flimmerepithel ausgekleidetes Respirationsloch ( $RL$ ), das in den Interlamellarraum führt. Eine solche die Lamellenbreite durchsetzende Reihe von circa 52 Respirationslöchern entspricht jedesmal einem Wellenthal zwischen je zwei Falten, in deren Basis die zuführenden Längsgefässe verlaufen. Betrachten wir nun das äussere respiratorische Netz, so sehen wir im freien Rand jeder Falte ein starkes abführendes Gefäss ( $LA_1$ ) dem zuführenden ( $LA$ , in der Faltenbasis entsprechen. Das erstere ( $LA_1$ ) steht mit letzterem ( $LA$ ) durch Quergefässe ( $QA_2$ ) ebenso in Verbindung wie die zuführenden ( $LA$ ) durch die schon erwähnten tiefen Queranastomosen ( $QA_1$ ). Diese Queranastomosen ( $QA_2$ ) leiten aber das Blut ausser in die mit  $LA_1$  bezeichneten Gefässe in ein System von aufliegenden feinen Röhrchen, die 10—12 an Zahl jede Falte umgrenzen (Fig. 19  $R$  im Querschnitt und Fig. 3  $R$  von der Fläche gesehen, bei  $QA_2$  sind die Einmündungsstellen in dieses aufliegende Röhrsystem abgebildet, das lebhaft an die Stäbchen-canäle von *Anodonta* und *Unio* erinnert, aber viel feiner ist und der Stäbchen entbehrt. Diese Röhrchen zeigen vielmehr einen auf allen Seiten gleich dicken vollständig runden Querschnitt einer sehr zarten Wand. Sie haben eine zähe elastische Consistenz und können vermöge ihrer durch diese Eigenschaft bedingte Festigkeit auf eine Stufe mit den Kiemenröhrchen von *Venus* und *Ostrea* gestellt werden. Das ganze System der abführenden Gefässe mündet in den den medianen Lamellenrand bandartig einfassenden Sammelcanal ( $SC$ ). Ein zweiter aber nicht ebenso grosser Sammelcanal durchsetzt in geringer Entfernung vom freien Rand die ganze Lamellenlänge. Mit ihm communicirt sowohl das zu- als abführende respiratorische Netz durch ein spongiöses Maschenwerk. Die freien Kiemenränder sind in einer Breite von 2 Mm. verschieden in ihrem Bau von dem eben geschilderten grösseren Abschnitt derselben. Hier findet man schmale Falten, mit zahllosen feinen Röhrchen besetzt, in dem äussersten Abschnitt fehlen diese und an ihrer Stelle tritt ein spongiöses Netz auf, das in die kolbig erweiterten Falten eingebettet ist. Die Grenze zwischen diesen beiden Abschnitten der Kieme wird durch den eben erwähnten Sammelcanal gebildet, der also dicht am freien Rand der Kieme und parallel mit ihm verläuft.

Dieser spongiöse Abschnitt in der Blutbahn der Kiemen erinnert an eine ähnliche Stelle an der Kieme von *Arca*, die in Fig. 10  $RF$  abgebildet wurde. Aber hier wie dort ist sie auf einen sehr kleinen Raum beschränkt. Der grösste Theil des respiratorischen Or-

gans hat die in Fig. 3 abgebildeten Falten mit zahlreichen Bahnen für den Kreislauf, und man wird zugeben müssen, dass dieses ganze Gefässsystem noch mehr als bei Anodonta durch seine grosse Regelmässigkeit und Zierlichkeit imponirt.

Da ich die bei Anodonta erwähnten feinen Schleimgewebszüge hier nirgends die Gefässlumina durchsetzen sah, muss ich das die Gefässe einschliessende Gewebe entschieden als intervaskuläres bezeichnen.

Ein weiterer Beweis für das Vorhandensein einer wirklichen Gefässwand war durch die mit Osmiumsäure behandelten Quer- und Längsschnitte gegeben. Einen solchen Querschnitt gibt Fig. 19 mit seinen stark ausgeprägten Falten (*F*) auf den Lamellen (*L*), welche den Interlamellarraum (*IL*) begrenzen. 10—12 Kiemenröhrchen (*R*) besetzen jede solche Falte, in deren Basis der Querschnitt der zuführenden (*LA*), in deren freiem Rand die Querschnitte der abführenden Längsgefässe (*LA*<sub>1</sub>) sich finden. Letztere sowie die Kiemenröhrchen sind wieder von einer Flimmerepithellage bedeckt, die sich jedoch je nach dem Gefässe, welches sie bekleidet, wesentlich differenzirt. Während die die Kiemenröhrchen besetzenden Epithelzellen wie kleine viereckige Kästchen mit einem grossen hellen Kern im dunkeln Plasma nebeneinanderliegen (Fig. 20 *FE*), sind die an den Längsanastomosen aufsitzenden Zellen doppelt so gross und polygonal (Fig. 21 *FE*). Pinselt man dieses Epithel ab, so zeigt sich die Structur der Gefässwand an guten Präparaten aufs deutlichste. Fig. 20 zeigt drei isolirte Kiemenröhrchen (*R*) bei circa 600facher Vergrösserung, verbunden durch ein Stück einer Queranastomose (*QA*) und den aus ihr in die Röhrchen führenden Mündungen. Dieselben zeigen wieder den Glanz structurloser Membran und kleine längliche in ihre Wandung eingestreute Kerne, vielleicht die Reste von Bildungszellen.

Fig. 21 zeigt eine Längsanastomose (*LA*<sub>1</sub>) aus dem freien Faltenrand in seitlicher Ansicht. An solchen fällt zunächst eine gewisse Dicke der Wandung auf, die sich bei verschiedener Einstellung in Form von zweien das Rohr rechts und links begrenzenden Streifen manifestirt. Feine das Licht stark brechende Querfasern entspringen theils von diesen Streifen, theils vor ihnen, theils kommen sie hinter ihnen nach vorn im Bogen hervor (*LF*). Sie inseriren sich mit breiter Basis und verjüngen sich dann, wodurch die Gefässwand ein stacheliges Ansehen erhält. Feine mehr oder weniger parallele Längsfasern kreuzen sie (*LF*). Durch

dieses Fasernetz sieht man kleine Kerne durchschimmern, von denen unentschieden bleiben muss, ob sie Bindegewebs- oder Endothelkerne sind. Dieselbe Figur zeigt noch Reste von aufsitzendem Flimmerepithel (*FE*) und ein Bündel von Muskelfasern (*MF*), an denen das Kiemengewebe von Pinna namentlich in der Umgebung der Gefässe so reich ist.

Die Innenwand sämtlicher Gefässe zeigt das schönste Endothel, das sich nicht nur in den zuführenden Längsgefässen (Fig. 22 und den Queranastomosen (Fig. 20 *QA*) sondern auch in den Kiemenröhrchen nachweisen liess (Fig. 23). Es besteht aus unregelmässigen flachen ineinandergreifenden Platten, die der Quere nach das Lumen auskleiden. Ihre Kittsubstanz ist sehr scharf markirt; sie entsprechen den Bildern, die schon mehrfach Endothelien niederer Thiere zur Anschauung brachten, vollkommen.

Nach alledem erübrigt nur noch das Stützgerüst mit einigen Worten zu berühren, welches Fig. 3 *SG*, Fig. 19 *SG* und Fig. 24 *SG*, letztere in sehr starker Vergrösserung, darstellen. Es findet sich in jedem Wellenthal zwischen je zwei Falten und besteht aus zwei halbrinnenförmigen Leisten, die, sich mit zugeschärfter Kante aneinanderlegend, einen hufeisenförmigen Querschnitt zeigen. Sie sind weiss und glänzend, an ihrem freien Rand mit schönen vier-eckigen Flimmerzellen besetzt und treten auf Essigsäurezusatz mit noch schärferen Contouren hervor. Hinter ihnen stösst man auf Muskelbündel, deren Vorhandensein wohl die grosse Contractilität erklärt, durch welche sich die Pinnakieme auszeichnet, wovon man sich bei noch lebendem Thiere durch leise Berührung der Kiemen leicht überzeugen kann. Diese Contractilität entspricht zugleich dem elastischen Character, den sowohl die Kiemenröhrchen, als die Quer- und Längsfasern der grösseren Gefässe und die Stützrinnen zeigen, da ohne denselben eine solche Formveränderung der Kieme nicht möglich wäre. Vielleicht haben sie alle die Aufgabe als Antagonisten der bedeutend entwickelten Verkürzungsmuskeln zu wirken und die Wiederausdehnung der Kieme nach erschlaffter Muskulatur zu erleichtern. Die in Pinna culminirende Faltenbildung tritt bei

### **Pecten Jacobaea**

in Form einzelner isolirter Coulissen auf. Das bei Pinna die Wellenthäler bildende Gewebe ist verschwunden, dadurch werden die paral-



lelen Falten zu parallelen leicht isolirbaren und auch in der Natur schon theilweise isolirten Coulissen umgewandelt. Die Pectenkieme setzte der Untersuchung bedeutend grössere Schwierigkeiten entgegen, als irgend welche der bisher abgehandelten Formen. Der Grund hiervon lag trotz der schon vorliegenden Injectionen über den Kiemenkreislauf theils in der ausserordentlichen Zartheit des spärlichen Gewebes, welches die einzelnen Stücke des Gefässapparates verbindet, theils darin, dass die meisten Exemplare nicht mehr lebend an Ort und Stelle ankamen. Aber selbst bei ganz frischen Exemplaren ist es wegen der enormen Complicirtheit der Gefässbahnen gewiss nicht minder schwer sich durch Querschnitte und Zupfpräparate zu orientiren. Folgendes liess sich gleichwohl mit aller Sicherheit feststellen.

Die Kieme zeichnet sich zunächst durch das Zurücktreteten der Binde substanz aus. Nur der Kiementräger (Fig. 4 *KT*) ist ziemlich massig und schliesst für jede Kieme ein zu- und ein abführendes Gefäss ein (*ZG* und *AG*). Ersteres liegt medianwärts von letzterem und zeigt gewöhnlich einen halbkreisförmigen Querschnitt. Nach aufwärts von diesen spaltet sich der Kiementräger in die Kiemenlamellen' (*KL*), zwei kurze Blätter, auf welchen die erwähnten Coulissen aufsitzen. Das äussere Blatt ist in Fig. 4 durch einen Schnitt durch die Coulissenbasis entfernt. Zwischen ihnen liegt der Interlamellarraum (*IL*). Die Coulissen sind äusserst zart in Abständen von  $\frac{1}{3}$  Mm. und ohne irgendwie mit einander verbunden zu sein auf den Kiementräger aufgesetzt und verleihen der ganzen Kieme das Ansehen eines halbgeöffneten Buches, dessen einzelne Blätter durch kleine Zwischenräume den Blick in die Tiefe dringen lassen. Durch diese Zwischenräume circulirt das Wasser. Auf diese Weise wird derselbe Zweck erreicht wie durch die Fensterbildung oder die Respirationscanäle anderer Formen, d. h. die respiratorischen Gefässe sind in grosser Oberfläche dem zur Athmung nöthigen Wasser freigelegt. Dieses Gefässsystem ist ein in jeder Coulisse vollständig für sich abgeschlossenes, nirgends finden sich Anastomosen zwischen zwei Coulissen. Die Anordnung dieser Gefässe ist folgende.

Von dem im Kiementräger (*KF* Fig. 4) verlaufenden zuführenden Gefäss (*ZG*) zweigen rechtwinklig so viele kurze Aeste (*ZG<sub>1</sub>*) ab, als Coulissen vorhanden sind und zwar immer auf denjenigen Kanten der Coulissen, die vom Interlamellarraum abgekehrt sind. Diese Stämmchen lösen sich sehr bald in eine schon mit blossen Auge an der injicirten Kieme sichtbare faltige Membran

auf, die bis beiläufig in die Mitte der Coulissenhöhe reicht und »Faltengefäss« heissen soll (*FG*).

Es wird erst bei Injectionen deutlich durch Aufblähung, was ich besonders betone, und zeigt dann ungefähr das durch die Abbildung dargestellte Aussehen. Bei stärkerer Vergrösserung sieht man, dass die farbige Injectionsmasse ein dichtes Maschenwerk gefüllt hat, das eine gewisse Aehnlichkeit mit den Capillargefässen in der Lunge höherer Thiere zeigt. In der Mitte dieses Maschenwerkes findet man noch den Hauptast verlaufen. In derselben Höhe der Kiemenbreite verjüngt sich die ganze Falte wieder zu einem einfachen Gefässrohr. Man wird durch die parallele Anordnung dieser Gefässe und ihren Ursprung aus dem Sinus branchialis afferens unwillkürlich an die Kammgefässe anderer Formen erinnert. Leider gelang es mir nicht zu constatiren, wie sie am freien Rand in den abführenden Theil des Gefässsystems übergehen. Dass man in ihnen wirklich den zuführenden Theil desselben vor sich hat, bewiesen die Injectionen vom zuführenden Gefäss aus, wobei sie sich jedesmal in schönster Weise füllten, während der andere Abschnitt nur durch Injectionen vom abführenden Sammelgefäss aus zu füllen war.

Das abführende Stromgebiet besteht erstens aus einem blutführenden sehr bedeutend entwickelten Stützgerüst, an welches sich zwei Halbcouliissen ansetzen. Fig. 25 gibt den Querschnitt einer Coulissee. Ich erwähne zuerst das zuführende oder Faltengefäss (*FG*), dann das Stützgerüst (*SG*) und die an ihm ansitzenden mit den Kiemenröhrchenquerschnitten besetzten »Halbcouliissen« (*HC*).

Die Kiemenröhrchen zeigen dieselbe elastische Beschaffenheit und dasselbe Caliber wie bei Pinna und umgeben in einer Anzahl von 13—15 eine Halbcoulissee. Bei seitlicher Ansicht fallen an ihnen in regelmässigen Abständen sich findende seitliche comprimirt flache solide schwach gestreifte sporenartige Fortsätze auf (Fig. 20 *RS* und Fig. 4 *RS*), die bei Seitenansicht einer ganzen Coulissee eine regelmässige Querstreifung hervorrufen. Ich nenne sie »Röhrensporen«. Sie finden sich in einer Anzahl von circa 15—18 an jedem Röhrchen und zwar immer nur an der einen Seite einer Coulissee. Sie scheinen dazu zu dienen das Aneinanderlegen zweier Couliissen zu verhindern und sie immer in einem gewissen Abstand von einander zu erhalten, der dem durchspülenden Wasser eine freie Passage eröffnet.

Die Kiemenröhrchen senken sich nach unten convergirend und schraubenartig gewunden ins Gewebe des Kiementrägers ein und

ergießen sich in den abführenden Sammelcanal (Fig. 4 *Sbe*) (Sinus branchialis efferens).

Geradezu phantastisch erscheint der Querschnitt des hinter dem Faltengefäss in jeder Coulisse sich befindenden Stützgerüsts. Ich würde selbst bei den ersten Querschnitten an eine Art Kunstproduct gedacht haben, wenn ich nicht mit einer consequenten Regelmässigkeit auf vielen Querschnitten immer wieder dasselbe sonderbare Bild bekommen hätte, dessen Deutung schliesslich doch noch glückte.

Ehe ich zur näheren Beschreibung des Querschnittes übergehe sei auf die Flächenansicht dieses Gerüsts (Fig. 4 *SG* und Fig. 26 *SG*) hingewiesen, in welcher es sich als ein leistenförmiges Gebilde präsentirt, das bei Injectionspräparaten in seinem dem Faltengefäss zugekehrten Abschnitt einen gerade verlaufenden Canal *AC* zeigt, hinter welchem ein zweiter unregelmässig gewundener ebenfalls mit Injectionsmasse gefüllter, spongiös erscheinender Canal durch die ganze Länge hinzieht (*AC<sub>1</sub>*). Nun zum Querschnitt Fig. 25. Hier wird zunächst klar, dass diese Stützleiste aus zwei Abschnitten besteht, einem vorderen hufeisenförmigen (Fig. 25 *H* und Fig. 26 *H*), dessen Mitte zwei wulstige Verdickungen zeigt und an dessen freien Enden sich zwei Halbcoulissen ansetzen (*HC*) — und einem hinteren X-förmigen (Fig. 25 *X*). Beide sind stark glänzend, gelblich gefärbt und von knorpelähnlicher Consistenz. Sie zeigen eine schwache Streifung oder Schichtung. Eine spärliche Bindesubstanz von ähnlicher Beschaffenheit, aber etwas dunkler, verbindet beide Abschnitte (Fig. 25 *BS*). Die hinteren Schenkel des X-förmigen Abschnittes sind sehr biegsam, da sie sich auf verschiedenen Querschnitten vielfach nach auswärts oder einwärts gebogen finden, während sie an ganz gelungenen die abgebildete regelmässige Anordnung zeigen. Zwischen ihnen findet sich das Lumen des Canals (*AC*), der mit der gleichen Bezeichnung versehen in Fig. 4 u. Fig. 26 in seitlicher Ansicht abgebildet ist. Die vorderen Schenkel des X-förmigen Abschnittes fassen das Lumen des zweiten abführenden und mäandrisch gewundenen Canals (*AC<sub>1</sub>*) zwischen sich (Fig. 25 u. 26). In Fig. 25 stehen diese beiden Canäle durch eine schmale Anastomose in Verbindung; diese findet sich jedoch nicht durch die ganze Länge des Rohrs. Bei etwas tiefer oder höher gelegenen Querschnitten findet sich statt ihrer eine schmale Brücke, welche die beiden Canäle vollständig trennt, nach einigen weiteren Schnitten findet sich wieder eine Anastomose und so fort in regelmässiger Abwechslung. Hierdurch kommt die eigenthümliche Zeichnung zu Stande, welche bei

seitlicher Ansicht des Stützknorpels (Fig. 26) sofort unsere Aufmerksamkeit in Anspruch nimmt. Sie ist der Ausdruck zweier seitlich gesehener in diesem Knorpelbalken verlaufender und abwechselnd mit einander anastomosirender, dann wieder durch Substanzbrücken geschiedener Canäle, von denen durch Injectionen deutlich bald mehr der eine bald mehr der andere gefüllt wird.

Essigsäurezusatz lässt sowohl das Stützgerüst als auch die Kiemenröhrchen unverändert und schärft nur ihre Contouren, ein Beweis für ihren elastischen Character.

Einen Flimmerepithelbeleg konnte ich nur für das Stützgerüst nachweisen, um die Röhrchen herum fand ich nur formlose krümelige Massen, die aber allerdings die durch Wasserverlust stark veränderten Epithelien sein könnten.

Ein Entothelnachweis misslang wegen Mangel hinreichend frischen Materials und ich lasse daher die Frage nach seiner Existenz offen, obwohl mir solche nach Analogieen mit anderen Formen sehr wahrscheinlich scheint.

Denkt man sich bei Pinna (siehe Fig. 19) je einen Stützgerüstquerschnitt (SG) mit den an seinen beiden Schenkeln ansitzenden 2 Falten isolirt, so bekommt man ein Bild, das mit dem eben erwähnten Querschnitt einer Pectenoullisse eine unverkennbare Aehnlichkeit aufweist, nur ist bei letzterem das Gewebe auf ein Minimum reducirt.

### Schlussbemerkungen.

Schliesslich sei es mir gestattet, die Resultate früherer Untersuchungen in chronologischer Reihenfolge aufzuführen, um meine eigenen Untersuchungsergebnisse damit vergleichen zu können. Ich hatte den Hauptnachdruck darauf gelegt, die Circulation der betreffenden Species oder Familie in den Kiemen festzustellen, um von bestimmten Anhaltspunkten ausgehend unterscheiden zu können, was blutführende Röhre, was solides Stäbchen sei und wieviel dem eigentlichen Kiemen gewebe, der Bindesubstanz angehöre. Aus dem Resultat der Injection, der Untersuchung im frischen Zustand und der in Osmiumsäure gehärteten Querschnitte ergab sich dann der Bau der Kiemen und aus der Uebersicht der auf diese Weise untersuchten Formen der Versuch die phylogenetische Entwicklung dieses Organs zu errathen. Solche Versuche sind nicht neu. Schon ALDER und HANCOCK stellen nach ihren Erfahrungen drei verschiedene Kiemenformen



auf. Ehe ich jedoch auf sie näher eingehe sei der früher erschienenen Abhandlung von ALDER and ALBANY HANCOCK <sup>1)</sup> erwähnt, nach welchen pag. 370 die Kieme von *Pholas* durch regelmässig wiederkehrende Septa in Kiemenfächer zerfällt. Quergefässe gehen von den gerade aufsteigenden Röhren, den sogenannten Kammgefässen ab: dünne Kiemenstäbchen, welche parallel den Kammgefässen ziehen, vollenden die Aehnlichkeit dieser Anlage mit der von *Venus*. (Siehe Fig. 16.) Die beiden Autoren haben auf Taf. XV Fig. 2 drei Kiemenfächer so vorthellhaft abgebildet, dass man den Querschnitt der Kieme und einen Theil des Längsschnittes übersehen kann, und auch an letzterem finde ich völlige Uebereinstimmung mit meiner Fig. 2. Der Typus der *Pholaskieme* stimmt also vollständig mit dem von *Venus Chione*, den ich als den Beginn und Uebergang zur Faltenkieme bezeichnet habe. Nach ALDER and ALBANY HANCOCK ist die Kieme von *Mya arena-ria* vollkommen derjenigen der *Pholadinae* gleich.

In den Ann. and Magaz. of natural. History f. the years 1852 and 1853 finden sich von ALDER and HANCOCK drei Kiemenformen aufgestellt:

- 1) Die Fadenkieme. Sie besteht aus Fäden, die entweder ganz frei oder nur leicht verbunden in bestimmten Abständen stehen. (*Anomia*, *Mytilus*), nach meiner Untersuchung gehört hierher noch *Area Noë*.
- 2) Die durchbrochene Kieme, die aus einem Netzwerk von Gefässen besteht: *Mya*, *Pholas* und wie ich schon anführte *Venus*. Auch die Najadenkieme gehört insofern hierher, als sie aus zwei parallelen von Respirationscanälen durchbohrten Gewebsplatten besteht, die noch keine Tendenz zur Faltenbildung zeigen. Allerdings hat sich das Gefässsystem schon bedeutend bei ihnen complicirt.
- 3) Die Faltenkieme, bei welcher die Lamelle von queren Falten mit feinem Gefässnetz bedeckt ist: *Ostrea*, *Myochama*, *Cochlodoma*, *Solen*, *Cardium*, *Chamostrea* und am exquisitesten *Pinna*. Ich füge diesen noch eine vierte Kiemenform bei, die
- 4) Coulissenkieme von *Pecten*.

Eine weitere Abhandlung von ALBANY HANCOCK <sup>2)</sup> ist für den

<sup>1)</sup> On the branchial currents in *Pholas* and *Mya*. With a Plate. in Annal. and Magaz. of nat. hist. 1851.

<sup>2)</sup> On the animal of *Chamostrea albida*. Mit 2 Tafeln in the Ann. and Mag. nat. hist. 1853. pag. 106.

vorliegenden Zweck deshalb lehrreich, weil aus ihr hervorgeht, dass die mit Siphonen versehenen Lamellibranchier auch eine Faltenkieme besitzen, die denen der Asiphonen, wie es scheint in Allem gleicht. Hier wie dort ist der Eingang in den Interlamellarraum und die Kiemenfächer durch Scheidewände am Insertionsrand scharf markirt. Seltsamerweise wird angegeben<sup>1)</sup>, dass nur ein Kiemenpaar vollständig entwickelt sei und aus zwei Lamellen bestehe, das andere sei rudimentär und bestehe nur aus einer, gerade wie bei *Myochama axomioides*. Darin unterscheiden sie sich, aber sonst herrscht manche Uebereinstimmung. Die äussere Fläche ist nämlich bedeckt mit kleinen dichtstehenden querverlaufenden Falten, wie ich sie an *Pinna* abgebildet (Fig. 3). Die Fig. 3 auf Taf. IV der Autoren gibt davon ein vortreffliches Bild. Zwischen den Falten sind die Fenster für den Durchgang des Wassers: »die Falten tragen ein freies Gefässnetz«. Die Verfasser zeichnen 7 feine Röhren von demselben Verlauf und derselben Anordnung, wie sie bei *Pinna* von mir dargestellt sind. Dieser Bau stimmt vollständig mit *Mya* und *Pholas*, bei denen jedoch die Faltenbildung viel weniger entwickelt ist, weshalb ich sie oben unter 2) der Autoren anführte. Bei *Myochama* sind die Falten nach Angabe derselben noch nicht so zahlreich wie bei *Chamostrea*, weniger hoch gleichen sie mehr jenen von *Cochloidesma*. — G. P. DES HAYES<sup>2)</sup> enthält nichts, was bei dieser Arbeit besonders zu berücksichtigen wäre. Der Artikel ist, was Kiemen betrifft, viel zu allgemein gehalten. Aber das ist zu betonen, dass pag. 699 ein sehr guter Holzschnitt den Bau der Kieme in Bezug auf die Anordnung der Kiemenfächer und die fensterartigen Oeffnungen der Lamellen erläutert, besser als ich sie in irgend einem anderen Werke gefunden.

Weitaus am eingehendsten aber behandelt T. WILLIAMS<sup>3)</sup> den Bau der Acephalenkieme, die er mit sehr scharfem Auge untersucht hat. Er stellt die Selbständigkeit, die völlige Trennung jedes Gefässrohrs der Kieme von dem anderen als oberste Regel hin. Diese Röhren reihenweise nebeneinander gelegt bilden das Kiemenblatt — meine Kiemenlamelle. — Zwei Kiemenblätter über einandergelegt bilden eine Kieme. Zwischen den Gefässröhren bleiben Zwischen-

<sup>1)</sup> Ebenda pag. 287 und Taf. XI.

<sup>2)</sup> *Cyclopaedia of anatomy and physiology*. Vol. I. Art. *Conchifera*.

<sup>3)</sup> WILLIAMS on the Mechan. of Aquatic Respiration in Intervertebrate Animals in the *Ann. a. Magaz. of nat. hist.* Octob. 1854.

räume für den Durchgang des Wassers. Werden diese häufig unterbrochen durch Brücken des Kiemengewebes, so werden die spaltförmigen Passagen für das Wasser in längliche Zugänge umgewandelt, durch welche es in den Interlamellarraum dringt. Werden diese Brücken häufiger und massiger, so bleiben nur noch ovale Oeffnungen übrig. WILLIAMS urgirt mit solchem Nachdruck diese Auffassung, weil ihm ganz besonders daran lag, die Missverständnisse endlich aus der Literatur zu beseitigen, die ihm die Brauchbarkeit der einschlägigen Werke in so zweifelhaftem Lichte erscheinen liessen<sup>1)</sup>.

Dieses Streben hat ihn vielleicht etwas zu weit geführt, und er hat die Complicationen vielleicht etwas weniger betont, als er es hätte thun sollen, aber abgesehen davon kann man die Arbeit geradezu fundamental nennen und sie verdient keineswegs die Geringschätzung, mit welcher sie in dem Werk von BRONN und dem POSNER'schen Schriftchen abgeurtheilt wird. Man hat namentlich seinen Abbildungen Unklarheit vorgeworfen. Dieser Vorwurf ist nur in sofern berechtigt, als der Schatten bisweilen am unrechten Platz sitzt und dadurch etwas verwirrt, aber das sind nebensächliche Dinge. Versteht man erst selbst den Bau der betreffenden Kiemen einigermassen, so lernt man die Wahrheit seiner schematischen Darstellung vollkommen würdigen. So sind die Fig. 4, 5, 6<sup>2)</sup> mit ganz geringfügigen Ausnahmen vollkommen zutreffend, und wenn sich mit Fig. 11, 12 und 13 ebenda nichts anfangen liess, so rührt dies wohl daher, dass sie verkehrt in die Tafel gesetzt wurden, um Raum zu sparen. Im Original als Fig. 17, 23 und 24 wirken die Schatten ganz correct. Wird aber eine solche Zeichnung auf den Kopf gestellt, so rächt sich die allzugrosse Sparsamkeit des bemessenen Raumes. Auch ein von POSNER so schwer vernissster<sup>3)</sup> Querschnitt, und zwar einer Mytiluskiemenröhre, findet sich in WILLIAMS Abhandlung und kommt der Wahrheit viel näher als die von POSNER abgebildeten Querschnitte desselben Thieres. Ja POSNER hat sogar in seinem kritischen Eifer die schönen Gewebsverbindungen bei Mytilus überschen und manches andere, was WILLIAMS ebenfalls naturgetreu abgebildet hat.

<sup>1)</sup> Er beginnt seine Abhandlung mit den Worten: The mist upon this branch of natural history etc.

<sup>2)</sup> Bei BRONN, die Klassen des Thierreichs, zu finden Band III Taf. XXX.

<sup>3)</sup> a. a. O. pag. 35.

Von welch richtigen Principien WILLIAMS bei der Beschreibung des feineren Kiemenbaues ausging mag folgendes Schema geben, das er an die Spitze seiner Ausführungen stellte. Er betrachtet:

- 1) »die parallelen Gefässe oder die Fäden, welche die Lamellen bilden,
- 2) die Kiemenränder
  - a) den Insertions-
  - b) den freien Rand,
- 3) die queren Verbindungen zwischen den Röhren.
- 4) die Wasseröffnungen und Röhren, welche zwischen die Lamellen führen,
- 5) das System der Flimmerzellen an den Kiemen.

Die Kiemenfäden sind ihm Röhren, deren Seiten verhältnissmässig steif sind, die gegenüberliegenden Seiten der Röhre sind durch einen Knorpel gestützt, sie stellen hohle Halbcylinder dar. Diese Röhren sind seitlich nicht durchbrochen. Die queren Verbindungen stellen bei *Mytilus* keine Gefässe dar . . . .« Bis hierher ist die Kieme einiger Formen haarscharf und tadellos gezeichnet. Nun aber reisst das Bestreben, diesen einfachen Typus zähe fest zu halten, den Autor zu der Behauptung fort, es gebe keine Queranastomosen wie HANCOCK annimmt: was aber falsch ist. Bei *Unio*, *Anodonta*, *Cardium* etc. sind solche injicirbar und schon vielfach injicirt. WILLIAMS hat ferner gefunden, dass in einem Kiemenfaden zwei Gefässe nebeneinander laufen können, wie bei *Pecten*, *Kellia*, *Area*, *Solen*, *Unio*, *Venus*, was wenigstens für *Area* vollkommen richtig ist, für *Pecten*, *Unio* und *Venus* aber freilich nur mit gewissen Modificationen angenommen werden kann, die oben dargestellt und erläutert wurden. Cfr. die betreffenden Stützgerüste.

Bei WILLIAMS finden sich allerdings auch manche irrige Angaben, deren ausführliche Widerlegung jedoch zu weit führen würde und bei dem heutigen Stand der Dinge nicht in extenso nothwendig sein dürfte. Ich habe deshalb nur das Zutreffende seiner Beobachtungen hervorgehoben. Aus demselben Gesichtspunct finden die folgenden Sentenzen Platz, wie man die mit sichtlicher Erregung über den Erfolg niedergeschriebenen Sätze bezeichnen kann:

Das Stützgewebe der Kieme tritt unter zwei Formen auf:

- 1 als Stützgewebe zwischen den Kiemenfäden, um sie zur Lamelle zu vereinigen, »the intervectal framework« etc.



2) als Stützgewebe zwischen den Lamellen »the interlamellar framework«, unsere Septen und Septalgewebe.

Bezüglich des ersteren kommt eine Fülle richtiger Angaben. So z. B. »das Stützgewebe zwischen den Kiemenfäden ist einem grösseren Wechsel unterworfen, als das zwischen den Lamellen. Es scheidet in seinem Verlauf die Spalten zwischen den Kiemenfäden und verwandelt sie in Oeffnungen oder längliche Parallelogramme. Fehlt dasselbe wie in *Thracia*, dann sind die Wasserspalten frei vom Insertions- bis zum freien Rand. Cfr. ähnliche Verhältnisse, die ich bei *Arca* fand.

Bei *Mytilus* bildet es fleischige Knötchen, bei *Cardium* ist es nahezu unsichtbar, bei *Venus* tritt es als flache Bündel auf, bei *Pholas* wird es membranös. In physiologischer Hinsicht ist es von höchster Bedeutung. Es bestimmt die Grösse der Wasserzugänge. Sind diese klein, so wird der Respirationsstrom bedeutend zertheilt, sind sie gross, so wirken sie im umgekehrten Sinne. Bis hierher ist jeder Ausspruch zutreffend; nun beginnt jedoch gleich wieder ein Angriff gegen die seit LANGER's Injectionen zweifellose Thatsache, dass in diesem Stützgewebe bei vielen Formen Queranastomosen der Blutbahnen verlaufen. Ich kann heute darüber weggehen und auf meine Figuren 2, 3, 5 u. 6 verweisen. Die Mittheilungen über die Septen stimmen mit den geläufigen Auffassungen überein, doch verdient es Beachtung wie sehr WILLIAMS die Contractilität gerade dieses Abschnittes des Kiemengewebes betont. Bei den marinen Formen hat man eben häufiger Gelegenheit dies zu sehen, cfr. *Pinna*, während unsere Süsswasserformen kaum eine solche Fähigkeit errathen lassen. Sie werden wohl auch Contractilität besitzen, die Muskelbündel in dem Septalgewebe sprechen ja dafür zur Genüge.

Ich muss gestehen, dass, als ich nach Beendigung meiner Untersuchung die WILLIAMS'sche Abhandlung zur Hand nahm, ich sehr überrascht war eine so vielfache Uebereinstimmung mit meinen Resultaten zu finden. Ich war um so mehr darüber erfreut, als gerade diesem Manne häufig ein Vorwurf von Unklarheit und Unrichtigkeit gemacht wurde, der wohl nur aus einer oberflächlichen Kenntniss seiner Arbeit entsprungen ist. In wie weit sich meine Anschauungen von den seinen unterscheiden, dürfte aus den obigen Angaben zur Genüge klar geworden sein.

Die Erfahrungen der angeführten Autoren ergänzen die Lücken meiner Untersuchungen wenigstens bezüglich der Morphologie in

erfreulicher Weise so vollständig, dass durch ihre Angaben sich eine Reihe zusammenstellen lässt, in der sich für sämtliche 10 Ordnungen der Acephalen, wie sie J. VICTOR CARUS aufführt, Repräsentanten finden. Ich will mit dem nachfolgenden Schema keineswegs bezwecken, dass die jede Ordnung repräsentirende Species als Typus sämtlicher übriger Familien und Species betrachtet werde. Dass dem nicht so sei beweisen schon die zu einer Ordnung gehörenden aber grundverschiedenen Typen von *Mytilus* und *Pinna*. Ich will nur die gewonnenen Resultate systematisch zusammengefasst zur Anschauung bringen, indem ich zuerst die untersuchten Repräsentanten dieser 10 Ordnungen aufführe und dann diese wieder nach ihrem Kiemenbau ordne.

1.	Ordnung; Pholadacea . . . . .	<i>Pholas dactylus</i> ,
2.	- Myacea . . . . .	<i>Mya arenaria</i> ,
3.	- Tellinacea . . . . .	{ <i>Myochama axomioides</i> , <i>Cochlodesma</i> , <i>Solen</i> ,
4.	- Veneracea . . . . .	{ <i>Venus Chione</i> , <i>Cardium edule</i> ,
5.	- Chamacea . . . . .	<i>Chamostrea albida</i> ,
6.	- Lucinacea . . . . .	<i>Kellia</i> ,
7.	- Unionacea . . . . .	{ <i>Unio margaritifera</i> . <i>Anodonta</i> ,
8.	- Arcacea . . . . .	<i>Arca Noë</i> ,
9.	- Mytilacea . . . . .	{ <i>Pinna nobilis</i> <i>Mytilus edulis</i> ,
10.	- Ostracea . . . . .	{ <i>Anomia</i> , <i>Pecten Jacobaea</i> , <i>Ostrea hippopus</i> .

1.	Fadenkieme . . . . .	{ <i>Arca Noë</i> , <i>Mytilus edulis</i> , <i>Anomia</i> ,
2.	durchbrochene Kieme (Blattkieme) . . .	{ <i>Scrobicularia</i> , <i>Anodonta</i> , <i>Unio</i> ,

	Pholas,
	Venus,
	Mya,
	Ostrea,
3. Faltenkieme . . . . .	Solen,
	Myochama,
	Cochlodesma,
	Chamostrea,
	Cardium,
	Pinna,
4. Coulissenkieme . . . . .	Pecten.

Es erübrigt nur noch Einiges über den Flimmerepithelbeleg und das Stützgerüst anzuführen. Den Bau der den ersteren zusammensetzenden Elemente habe ich im Allgemeinen schon beschrieben. Sein Zweck ist bei den sehr wenig beweglichen und obendrein meist in bedeutenden Tiefen und wenig bewegtem Wasser sich aufhaltenden Thieren einen constanten Wasserstrom durch die Kieme zu erhalten, der nach ALBANY HANCOCKS interessantem Versuch vom Insertionsrand durch die Kiemenfächer und den Interlamellarraum zum freien Rande geht. Von welcher wichtiger physiologischer Bedeutung auf den Vorgang der Athmung diese Flimmerbewegung ist geht hieraus wohl hervor. Eine andere hier jedoch nicht in Betracht kommende Function dieses Epithels ist die Fortschaffung der Eier beim Brutgeschäft.

Vom Stützgerüst möchte ich die Consistenz und chemische Zusammensetzung noch flüchtig berühren. Ich fasse es als partielle Verdickung der die Gefäßwand darstellenden structurlosen, elastischen Membranen auf, die in manchen Fällen und vielleicht nur bei Süßwasserformen — Anodonta und Unio — kohlensauen Kalk eingelagert zeigen. Man hat sie bisher mit dem allgemeinen Namen Chitin bezeichnet oder als eine Art Knorpel aufgefasst. KOLLMANN<sup>1)</sup> hat jüngst gezeigt, dass keine dieser Bezeichnungen zutreffend ist. Das Stützgerüst der marinen Formen, ebenso die kleinen

<sup>1)</sup> J. KOLLMANN. Structurlose Membranen bei Wirbelthieren und Wirbellosen. Sitz.-Ber. d. math. phys. Klasse d. k. b. Akademie der Wissenschaften. 1876. Heft II.

Stäbchenanäle bestehen aus verdichtetem Gallertgewebe, das bei den Wirbellosen wie bei den Wirbelthieren bald in der Form von structurlosen Häuten auftritt, bald in plattenartigen massigeren Anhäufungen. Siehe das complicirte Stützgerüst von *Pecten* (Taf. XVI, Fig. 25 u. 26), die einfacheren Platten bei *Arca* (Taf. XV, Fig. 8 und Taf. XVI, Fig. 14) oder jene von *Venus* (Fig. 18 SG), *Pinna* (Fig. 24 derselben Tafel). Alle gehören zur selben Gewebsform und sind Massen sogenannter structurloser Substanz — verdichteten Gallertgewebes.

Bei den Unionaceen hat dieses verdichtete Gallertgewebe noch kohlensauren Kalk aufgenommen, den es bei Anwendung von Säuren unter Aufbrausen verliert.

Was die Beschaffenheit der Blutbahnen betrifft, so kreist das Blut in der Acephalenkieme theils in glatten structurlosen mit Endothel ausgekleideten Gefässen, wie bei *Mytilus*, theils in einer Combination von solchen endothelhaltigen Röhren und eingefügtem spongiösem Gewebe — *Arca* — das wahrscheinlich lacunär ist, d. h. interstitielle Lücken besitzt, wie es ja auch im Eingeweidesack dieser Thiere als Uebergang von den wirklichen Capillaren zu den Venen vorkommt. Es ist übrigens durch den Nachweis des Endothels innerhalb der aus structurloser Substanz gebildeten zahlreichen Röhren gezeigt worden, dass eine lacunäre Bahn bei gewissen Formen, wie z. B. *Mytilus*, in den Kiemen gar nicht existirt, sondern das Blut nur in wirklichen Gefässen strömt.

In anderen Formen, *Arca*, ist die lacunäre Bahn auf ein ganz kleines Gebiet beschränkt und kommt nur an der Basis und an der Umbiegungsstelle vor (Taf. XV, Fig. 9 u. 10). Auch bei *Pinna* ist der grösste Theil der Blutbahn in der Kieme aus zweifellosen Gefässen gebildet (Taf. XVI, Fig. 22, u. 23). Nur bei den Süsswasserformen scheint die lacunäre Bahn grösser; wenigstens ist die Schwierigkeit, Endothelien nachzuweisen, für diese Formen noch nicht überwunden.

München, den 14. October 1876.



## Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche zuführende Blutbahnen sind blau, die abführenden roth dargestellt.  
Die Richtung des Blutstroms ist durch Pfeile angedeutet.

### Tafel XIV.

Fig. 1. *Mytilus*. Vergr. 150.

*IR* Insertionsrand.

*Sba* Das grosse zuführende Gefäss oder Sinus branchialis afferens.

*Sbe* Das grosse abführende Gefäss, Sinus branchialis efferens.

*IL* Interlamellarraum.

*FR* Freier Rand mit den Umbiegungsstellen der Kiemenröhrchen von einer Lamelle in die andere.

*QV* Querverbindungen aus Gallertgewebe zwischen den Röhrchen einer Lamelle.

*QV<sub>1</sub>* Solche zwischen den Röhrchen der beiden Lamellen, den Interlamellarraum durchsetzend.

*E* Erhabenheiten zum Ansatz der obigen Verbindungen.

Das zwischen Insertionsrand und freiem Rand liegende Stück ist durch einen beide Lamellen durchtrennenden Schnitt entfernt.

Fig. 2. *Venus Chione*. Vergr. 150.

*Sbe* Sinus branchialis efferens, geschlitzt, um die spaltförmigen Mündungen der Kiemenröhrchen zu zeigen.

Das grosse zuführende Gefäss ist im Interesse der Deutlichkeit weggelassen, ebenso die die

*KG* Kammgefässe umhüllenden Septa.

*KF* Kiemenfach.

*QA* Queranastomosen, welche in die Kiemenröhrchen münden.  
Siehe solche Mündungen unter dem abgeschnittenen Röhrchen.

*FR* Freier Rand.

Fig. 3. *Pinna nobilis*. Vergr. 150.

Der freie Rand ist durch einen durch beide Lamellen geführten Schnitt abgetrennt. Die mediale Lamelle ist halb umgeschlagen, um ihre dem Interlamellarraum zugekehrte Fläche zu zeigen.

*Sba* Das grosse zuführende Gefäss.

*KG* Kammgefässe.

*VA* Ein den Interlamellarraum durchsetzender Verbindungsast.

- LA* Längs- } Anastomosen, beide zusammen bilden das zuführende  
*QA* Quer- } respiratorische Netz.  
*RL* Respirationslöcher.  
*F, F* Falten auf der medialen Lamelle, in deren Basis die Längs-  
 anastomosen des zuführenden respiratorischen Netzes verlaufen.  
*LA<sub>1</sub>* Längsanastomosen des abführenden Respirationsnetzes im  
 freien Faltenrand.  
*QA<sub>2</sub>* Queranastomosen dieses Netzes mit den Mündungen in die  
 ihnen aufliegenden Kiemenröhrchen.  
*SC* Sammelcanal in welchen sich das abführende respiratorische  
 Netz ergiesst.  
*A* Anastomosen, welche diesen mit dem auf der Figur entfer-  
 ten Sinus branchialis efferens in Verbindung setzen.  
*SG* In der Tiefe zwischen zwei Falten liegendes Stützgerüst.  
 Siehe Taf. XVI Fig. 13 und 18.

Fig. 4. *Pecten Jacobaea*. Vergr. 150.

- KT* Kiementräger.  
*Sba* Das grosse zu- }  
*Sbe* Das grosse ab- } führende Gefäss.  
*KL* Kiemenlamelle, von welcher die Couliissen weggeschnitten  
 sind.  
*C* Couliissen.  
*IL* Interlamellarraum.  
*ZG<sub>1</sub>* Die rechtwinklig vom Sinus branchialis entspringenden Ge-  
 fässäste, welche sich in die  
*FG* Faltengefässe auflösen.  
*SG* Stützgerüst mit eingeschlossenem mäandrischen Canal. Siehe  
 Taf. XVI Fig. 20.  
*KR* Kiemenröhrchen.  
*RS* Röhrensporen.

Der freie Rand ist auf der Figur durch einen durch die Mitte der  
 Couliissen gelegten Schnitt entfernt.

Fig. 5. *Anodonta*. Vergr. 150.

- Diese Figur bietet dieselben Verhältnisse wie Fig. 3 von *Pinna*.  
*ML* Die halb umgeschlagene mediale Lamelle.  
*IS* Insertionsrand.  
*Sba* Zu- }  
*Sbe* Ab- } führende grosse Gefässe.  
*KG* Zuführendes Kammgefäss.  
*VA* Verbindungsast von einem solchen Kammgefäss zum andern.  
*Sp* Septum.  
*QA* Quer- }  
*LA* Längs- } Anastomosen, letztere häufig gabelig getheilt. Beide  
 zusammen bilden das zuführende respiratorische Netz.  
*RL<sub>1</sub>* Die engere in den Interlamellarraum führende Oeffnung der  
 respiratorischen Canäle.  
*QA<sub>1</sub>* Quer- }  
*LA<sub>1</sub>* Längs- } Anastomosen des abführenden respiratorischen Netzes.  
*RL* Aeussere grössere ovale Oeffnung der Respirationscanäle.

*SC* Stäbchencanal, der, wie in der Nähe von *LA*<sub>1</sub> sichtbar, mit den Längsanastomosen des abführenden respiratorischen Netzes communicirt.

*S* Chitinstäbchen.

*KG*<sub>1</sub> Abführendes Kammgefäß.

Fig. 6. Querschnitt einer Anodontakieme, der in der (Vergr. 150.)

*AL* äusseren Lamelle die beiden Queranastomosen getroffen, in der

*IL* inneren Lamelle unter ihnen durchgegangen ist und die

*RC* Respirationscanäle eröffnet hat.

*IL* Interlamellarraum.

*Sp* Septum.

*VA* Verbindungsast in einem Septum zur anderen Lamelle herüberziehend.

*KG* Kammgefässe im Querschnitt.

*QA* Queranastomose des zu-  
*QA*<sub>1</sub> - - - - - des ab- } führenden respiratorischen Netzes,  
beide durch gabelige Längsanastomosen communicirend. Das Gewebe zwischen beiden ist mit rundlichen Kugeln von kohlensaurem Kalk durchsetzt.

*S* Stäbchenquerschnitte.

*MV* Muskelverbindungen zwischen den Stäbchen.

*SC* Querschnitte der Stäbchencanäle und ihre Verbindungen mit dem Quergefässe des abführenden Netzes.

*IL* Zeigt die histologischen Elemente des Gewebes in Spindelzellen und rundlichen Pigmentschollen eingezeichnet. Die Querschnitte der Stäbchencanäle sind weggelassen.

### Tafel XV.

Fig. 7. *Arca Noë*. Schematischer Schnitt vom freien Rand gegen den Insertionsrand senkrecht auf die Kiemenfläche durch beide Lamellen gelegt. Vergr. 50.

*FR* Freier Rand.

*IR* Insertionsrand.

*Sbe* Abführende }  
*Sba* Zuführende } Gefässe im Querschnitt.

1 Querschnitt der medialen Lamelle }  
2 - - - lateralen - } der inneren Kieme.

3 - - - medialen - }  
4 - - - lateralen - } der äusseren Kieme.

2 u. 3 aufsteigende }  
1 u. 4 absteigende } Schenkel der Kiemenröhrchen.

*RW* Der gegen den Insertionsrand zu gelegene Randwulst im Querschnitt, unter welchem man in den

*IL* Interlamellarraum gelangt.

*U* Umbiegungsstelle mit schwach }  
*U*<sub>1</sub> - - - - - stark } entwickelter Gefässfalte.

Siehe Fig. 4.

*FB* Flimmerbürsten. Siehe Fig. 4.

*ZWR* Zwischenkiemenraum.

Der Pfeil deutet die Richtung des durch die rostartigen Maschen der Lamellen fließenden Wassers an.

Fig. 8. Querschnitt der Röhren von *Arca* Noë. Vergr. 200.

*SG* Das gegen das Lumen vorspringende Stützgerüst, welches das Röhren in einen zu- und abführenden Abschnitt theilt.

*E* Endothelkerne.

Fig. 9. Faltige Ursprungsstelle der Kiemenröhren von *Arca* Noë. Vergr. 150.

*SG* Pigmentirtes Stützgerüst.

*M* Muskelzüge, welche dasselbe an seiner Ursprungsstelle verbinden.

Fig. 10. *Arca* Noë. Faltige Umbiegungsstelle der Röhren am freien Rand. Vergr. 150.

*R* Rand der Umbiegungsfalte.

*RF* Randfalte.

*FR* Freier Rand.

*FB* Flimmerbürste.

## Tafel XVI.

Fig. 11. *Arca* Noë. Endothelzelle. Vergr. 300.

Fig. 12. Schematischer Schnitt durch die *Mytilus*kieme. In derselben Weise wie Fig. 1.

*FR* }  
*Sba* } wie Fig. 1.  
*Sbe* }  
*IL* }

*QV*<sub>1</sub> Gewebsverbindung zwischen zwei Röhrenschenkeln den Interlamellarraum durchsetzend.

*E* Erhabenheiten zum Ansatz der Querverbindungen zwischen den Röhren einer Lamelle.

Fig. 13. *Mytilus*. Umbiegungsstelle am freien Rand. Vergr. 70.

*IL* und *E* wie in Fig. 12.

Fig. 14. *Mytilus*kiemenröhren im Querschnitt. 3 in einer Lamelle liegend, deren eines durch eine Gewebsverbindung mit einem der anderen Lamelle verbunden ist. Vergr. 300.

*SG* Stützgerüst in Form von zwei halbrinnenförmigen Leisten.

*E* Endothelkerne.

*QV*<sub>1</sub> Gewebsverbindung.

*FE* Flimmerepithelbeleg.

Fig. 15. *Mytilus*. Endothelien aus einem Kiemenröhren. Vergr. 300.

Fig. 16. *Venus Chione*. Querschnitt. Vergr. 70.

*IL* wie oben.

*S* Septalgewebe.

*KS* Kammergefäß.

Die seitlich etwas comprimierten Röhren werden in der Höhe des Schnittes von einer Queranastomose durchsetzt.



Fig. 17. *Ostrea*. Querschnitt. Vergr. 100.

*IL* und *S* wie auf Fig. 16, ebenso *KG*, letztere hier doppelt in jedem Septum.

*SG* Halbrinnenförmiges Stützgerüst der Kiemenröhrchen.

*SG*<sub>1</sub> Secundäre Stützleisten.

*SG*<sub>2</sub> Tertiäre Stützleisten.

*G* Gewebe, welches die einzelnen Röhrchen verbindet.

Fig. 18. Ostreakiemenlamelle. Vom Interlamellarraum aus gesehen. Vergr. 150.

Sämmtliche Zeichnungen wie Fig. 17.

*M* Muskelfaserbrücken zwischen je zwei Stützleisten.

*GL* Gliederung der letzteren.

Fig. 19. *Pinna nobilis*. Querschnitt. Vergr. 150.

Sämmtliche Bezeichnungen decken sich mit denen der Fig. 3.

Fig. 20. 3 Kiemenröhrchen von *Pinna*. Nach einem Zupfpräparat nach abgepinseltem Epithel. Vergr. 300.

*R* Röhrchen.

*K* Kerne in ihrer Wandung.

*FE* Flimmerepithelreste.

*QA* Queranastomose mit Endothel.

Fig. 21. *Pinna*. Längsanastomose im freien Faltenrand. Nach einem Zupfpräparat. Vergr. 600.

*MF* Aufliegende Muskelfasern.

*FE* Flimmerepithelreste.

*QF* Quer-  
*LF* Längs- } fasern.

Fig. 22. *Pinna*. Endothelien aus einer Längsanastomose. Vergr. 300.

Fig. 23. Ebensolche aus einem Kiemenröhrchen. Vergr. 300.

Fig. 24. *Pinna*. Stützgerüstquerschnitt. Vergr. 600.

Fig. 25. *Pecten Jacobaea*. Querschnitt einer Kiemencoullisse. Vergr. 100.

*HC* Halbcoullissen mit ihren Röhrchen.

*SG* Stützgerüst.

*H* Hufeisenförmiger vorderer Abschnitt desselben.

*X* Xförmiger Abschnitt desselben.

*BS* Bindesubstanz, welche beide zu einem verbindet.

*AC* Gerader abführender Canal.

*AC*<sub>1</sub> Gewundener abführender Canal.

*FG* Faltengefäß.

Fig. 26. Stützgerüst und Röhrchen von *Pecten Jacobaea*. Vergr. 100.

*AC*, *H*, *AC*<sub>1</sub> und *SG* wie in Fig. 25.

*RS* Röhrensporen

# Die fossilen Wirbel.

---

Morphologische Studien.

Von

C. Hasse.

(Aus dem anatomischen Institut zu Breslau.)

---

## Die fossilen Squatinae.

Mit Tafel XVII u. XVIII.

Die Güte meiner Herren Collegen ZITTEL, FISCHER, GEINITZ, sowie des Directors des Reichsmuseum in Leyden Dr. SCHLEGEL und des Herrn Dr. GRAEFFE in Triest hat mich in den Stand gesetzt meinen Untersuchungen über die Familie Squatina sowohl in ihren lebenden, als fossilen Repräsentanten eine solche Ausdehnung zu geben und die in der vorigen Arbeit niedergelegten Resultate so weit zu ergänzen, dass ich glaube den kommenden Forschungen über die ausgestorbenen Repräsentanten dieser Familie einen sicheren Boden bereitet zu haben. Auf ihnen fussend meine ich wird es nicht schwer sein, die etwa sich findenden Reste von Wirbeln bezüglich ihrer Zugehörigkeit zu den Squatinae zu prüfen, und ich fühle einstweilen die Berechtigung meine Untersuchungen über dieselben abzuschliessen und den übrigen Familien und Klassen in gleicher Weise meine Aufmerksamkeit zuzuwenden. Einmal ist es mir durch die nachträglichen Funde gelungen vom oberen Jura angefangen bis zur jetzigen Periode Repräsentanten nachzuweisen, und dann hat es sich bei mangelndem Material namentlich aus älteren Perioden herausgestellt, dass es für's Erste nicht möglich sein wird über die Stammes-

und Verwandtschaftsverhältnisse derselben innerhalb der Gruppe der Haie etwas vollkommen Sicheres hinzustellen. Vielleicht werden die weiteren Untersuchungen der übrigen Familien mehr Anhaltspunkte als bisher darbieten und am Schlusse dieser Arbeiten positivere Resultate in dieser Richtung zu erzielen sein, einstweilen vermag ich nur zu sagen, dass der angenommene Uebergang der Squatinae von den Haien zu den Rajae eine noch näher zu begründete Vermuthung ist. Es handelt sich um eine alte, frühzeitig abgezweigte, eigenartig ausgebildete Haiform, die von dem Jura bis in die Jetztzeit variierte, die ferner wie das bei eigenartigen, an Arten wenig zahlreichen und an Zahl immer mehr abnehmenden Typen der Fall zu sein pflegt auf den Aussterbeetat gesetzt zu sein scheint und wohl in der Kreideformation den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht haben möchte.

Bei meiner ersten Arbeit über die fossilen Squatinae erschien es mir als ein fühlbarer Mangel, dass mir von lebenden Meerengeln nur junge Exemplare zur Disposition standen. Mittlerweile habe ich nun Gelegenheit gehabt ein bedeutend älteres, ausgewachsenes Exemplar mit Bezug auf die mikroskopische Natur der Wirbel der beiden Körperabschnitte, Rumpf und Schwanz, zu untersuchen, und ich muss gestehen, dass ich erst durch diese weiter fortgesetzten Beobachtungen lebender Exemplare zur richtigen Beurtheilung einer ganzen Anzahl fossiler Wirbel gelangt bin.

Ich erlaube mir nun zunächst die Verhältnisse bei den erwachsenen, lebenden Squatinae zu schildern, weil daraus am einfachsten die Formverhältnisse bei den ausgestorbenen Thieren resultiren und freue mich, dass es mir mit Bezug auf Letztere durch meines Herrn Collegen ZITTEL Güte möglich geworden ist zwei Wirbel eines Exemplares von *Thaumas alifer* histologisch zu untersuchen.

Zunächst ist mir das richtige Erkennen der makroskopischen Formverhältnisse der lebenden Thiere im Laufe der Untersuchungen immer wichtiger erschienen, weil eine sichere Diagnose ausgestorbener Formen nur mit der genauesten Kenntniss derselben möglich ist und sich aus ihnen vielfach ohne Zuhülfenahme der mikroskopischen Analyse richtige Schlüsse ziehen lassen. Ferner erschien mir die Darstellung derselben aus dem Grunde nothwendig, weil die bisherigen Abbildungen der Wirbel und Wirbelsäulenabschnitte sämtlicher Familien der Plagiostomen, selbst die J. MÜLLER's im grossen AGASSIZ'schen Werke <sup>1)</sup> wenn auch im Allgemeinen richtig, dennoch

---

<sup>1)</sup> Recherches sur les poissons fossiles.

im Detail so viel zu wünschen übrig lassen, dass ein getreues Bild derselben wohl am Platze, um so mehr, weil bei der ungemeinen Variabilität der Formverhältnisse manchmal das unscheinbarste Detail ausschlaggebend sein kann. Was für die Formverhältnisse der Wirbel höherer Klassen längst als nothwendig anerkannt ist, Treue der Darstellung, das muss auch auf dem Gebiete der Fische, vor allem der Knorpelfische zur Geltung kommen. Leider ist es mir nur möglich gewesen *Squatina vulgaris* weiter zu untersuchen, während ich trotz mancher Bemühungen der zweiten lebenden Form, *Squatina fimbriata* nicht habhaft werden konnte. Jedenfalls wäre es trotz der geringen Abweichungen in den äusseren Körperformen wichtig auch die Wirbelsäule dieses Thieres genau in Betracht zu ziehen.

In meiner ersten Arbeit<sup>1)</sup> hob ich nach dem Vorgange von J. MÜLLER als charakteristisches Merkmal der Squatinawirbel die dorsoventrale Abplattung hervor, freilich mit dem Bemerken, dass sich an den verschiedenen Körperstellen Unterschiede finden möchten, und dass dieselben auch anderen Familien zukämen. Nach der Untersuchung des erwachsenen Exemplares und nach Beobachtungen, die ich an Repräsentanten fast aller, selbst der seltensten Haifamilien über die Formverhältnisse der Wirbel anzustellen Gelegenheit hatte, muss ich hervorheben, dass der Grad der Abplattung der Wirbel bei jungen Exemplaren nicht ausschliesslich den Squatinae zukommt, sondern sich auch in andern Haifamilien findet, dass sie aber bei erwachsenen Thieren eine so starke ist, wie bei keiner anderen Familie (Fig. 3, 4). Sie bietet deshalb, wie wir alsbald sehen werden, bei der Beurtheilung der Zugehörigkeit fossiler Wirbel die werthvollsten Anhaltspuncte. Auch die Unterschiede in der Abplattung der Rumpf- und Schwanzwirbel ist eine höchst bedeutsame. Sie nimmt von hinten nach vorn immer mehr zu. Schliesslich will ich noch auf einen wichtigen, charakteristischen Unterschied zwischen den Wirbeln junger und erwachsener Thiere aufmerksam machen. Ich hob in der vorigen Arbeit als besonderes Merkmal an den von mir untersuchten Wirbeln die Gefässöffnungen an den Basen der Neurapophysen, die bereits J. MÜLLER<sup>2)</sup> gezeichnet hat, hervor. Dieselben sind jedoch nur den jungen Thieren eigenthümlich, während sie dagegen den alten aus alsbald zu erwähnenden Gründen fehlen. Sie sind also werthvoll für die Altersbestimmung fossiler Squatinawirbel.

1) Morphol. Jahrb. Bd. II Heft 4.

2) l. c.



Bei der Betrachtung von der Seite (Fig. 1, 2) erscheinen die Wirbel der lebenden *Squatina* rechteckig mit grösserem Höhen- und geringerem Längsdurchmesser. Die Verschmälerung im sagittalen Durchmesser in der Gegend der Neurapophysen erscheint nicht constant, sondern ein dorsal von hinten nach vorn verschmälerter Wirbel wechselt immer mit einem an der ventralen Seite abgeplatteten ab. Die Wirbel sind an allen Stellen des Körpers dicht zusammengefügt. Das Intervertebralgewebe erscheint somit in den Zwischenwirbelräumen verhältnissmässig wenig entwickelt. Die vorderen und hinteren Ränder der Wirbel erscheinen an keiner Stelle des Körpers, wie bei so vielen anderen Haifamilien beträchtlich aufgeworfen, sondern liegen namentlich an den Rumpfwirbeln in der Ebene der Seitenfläche, ja an den basalen Wirbeln des Schwanzes springt sogar die Mitte der Seitenfläche über die Ränder nach aussen vor. Dieser Umstand verleiht ihnen ein eckiges Aussehen, welches an den Rumpfwirbeln deswegen nicht zu Tage tritt, weil die Haemapophysen oder unteren Bogen (Fig. 3) nur wenig unterhalb der Mitte der Seitenfläche ihre Anheftung finden, während dagegen die unteren Bogen der Schwanzwirbel nahe der ventralen Mittellinie befestigt sind. Bei der starken dorsoventralen Abplattung der Wirbel des erwachsenen Thieres muss bei dem grösseren Abstände der Neur- und Haemapophysen die Krümmung zwischen ihnen an der Seitenfläche bei den Schwanzwirbeln beträchtlicher sein, als bei denen des Rumpfes.

Die Abplattung tritt am schönsten am isolirten Wirbel bei der Flächenbetrachtung vom Intervertebralraum aus zu Tage (Fig. 3) und ich kenne keinen Hai-, aber auch keinen Rochenwirbel, der eine solche ausgezeichnete längsovale Form besitzt, wie der eines erwachsenen Meerengels. An den Rumpfwirbeln besonders übertrifft der Breiten- den Höhendurchmesser um das Doppelte. Dabei erscheint die Mitte der ventralen und dorsalen Fläche an ihnen leicht vertieft (Fig. 3, 4), so dass dieselben namentlich auch auf dem Querschnitt (Fig. 4) eine Biscuitform besitzen, ein Merkmal, welches, wie wir sehen werden, für die Beurtheilung einiger fossiler Wirbel nicht ganz bedeutungslos ist. Die intervertebrale Aushöhlung erscheint niemals gleichmässig trichterförmig vertieft, weder an Wirbeln, bei denen das Zwischenwirbelgewebe erhalten ist, noch bei denen, an welchen dasselbe sorgfältig entfernt wurde. Bei einem Querschnitt überspannt das Zwischenwirbelgewebe die Peripherie als eine central kreisförmig durchbrochene Scheibe. Dieselbe besteht aus faserigem Bindegewebe. Da die centrale Durchbohrung, die selbst-

verständlich zur Aufnahme der Chorda dient, kreisförmig ist, so muss die Scheibe in Folge der längsovalen Gestalt des Wirbels an den Seiten eine grössere Ausdehnung besitzen, als an den dorsalen und ventralen Wänden. Die Art und Weise, in welcher diese Binde-substanz die Chorda beeinflusst, tritt auf einem Längsschnitt<sup>1)</sup> durch die Wirbelsäule sehr gut zu Tage, und wurde bereits in der zweiten Tafel Fig. 8 der Abhandlung<sup>2)</sup>, von KÖLLIKER correct gezeichnet. Entfernt man das Intervertebralgewebe aus der Wirbelhöhlung, so erscheint diese nicht als eine am Wirbelrande beginnende, trichterförmige Vertiefung, wie es bei vielen anderen Haifischwirbeln der Fall ist, sondern vom Rande springt ein dem Zwischenwirbelbände entsprechendes, seitlich mehr, als oben und unten vorragendes ebenes Feld gegen die Wirbelhöhlung vor (Fig. 3a) und dient den peripheren Theilen des Intervertebralgewebes zur Anheftung. Es beruht dasselbe auf einer Abplattung der peripheren Theile des centralen Doppelkegels, die ja bei den Bewegungen des Körpers von vorn herein dem grössten Druck ausgesetzt sind. Es ist das bereits in der Fig. 8 meiner ersten Abhandlung bei einem jungen Wirbel angedeutet. Auch dieser Randsaum der Wirbelhöhlung ist in diagnostischer Beziehung werthvoll.

Was die Verhältnisse der oberen und unteren Bogen betrifft, so erscheint die Zeichnung J. MÜLLER'S<sup>3)</sup> wenn auch im grossen Ganzen, doch nicht im Einzelnen correct. Gerade aber mit Rücksicht auf die fossilen Wirbel ist es nothwendig auch hier genaue Angaben der Formverhältnisse zu machen, um so mehr, weil die Rumpf- und Schwanzwirbel wesentliche Verschiedenheiten zeigen. Letztere (Fig. 1f, g) sind durch hohe, mittelst Bandmassen verbundene, sonst isolirte Spinae neurales und kammartig zusammenhängende Spinae haemales ausgezeichnet, während erstere (Fig. 1c) geschlossen, und firstartig zusammenhängende obere Dornen besitzen.

Die eigentlichen Neurapophysen oder Rückenmarksbogen erscheinen sowohl am Rumpfe wie am Schwanze in wesentlich gleicher Gestalt (Fig. 1d, 2a). Sie sind dreiseitig mit abgerundetem oberen Winkel und sitzen mit der Basis an der ganzen Ausdehnung des oberen Theiles der Seitenfläche der Wirbelkörper. Sie gehen ohne irgend welche Nahtverbindung in dieselben über, und man erkennt

<sup>1)</sup> Morphol. Jahrb. Bd. II Taf. XXX Fig. 8.

<sup>2)</sup> Verhandlungen der physikalisch medicinischen Gesellschaft in Würzburg Bd. X. 1860.

<sup>3)</sup> l. c.

die Grenze gegen den Körper nur an den Unterschieden in der Färbung. Jede Neurapophyse wird in der Nähe der Basis und zwar excentrisch (Fig. 1 *d*, 2 *c*) in schräger Richtung von einem Nerven-canal durchsetzt und zwischen ihnen schieben sich an allen Theilen der Wirbelsäule (Fig. 1 *e*, 2 *d*) dreieckige mit der Spitze ventralwärts gekehrte Schaltstücke. Der Raum zwischen denselben wird dadurch vollkommen ausgefüllt und sie sind unter einander nahtartig durch straffes Bindegewebe verbunden. Zwischen den Schaltstücken und den Spitzen der Neurapophysen bricht, jedoch in unregelmässiger Weise (Fig. 1 *e*, 2 *d*) der zweite Nerven-canal durch. Derselbe verlässt somit mehr dem Zwischenwirbelraum entsprechend den Rückenmarkscanal, während sich der untere an den Bereich der Wirbelkörper hält. Oberhalb der Rückenmarksbogen und deren Schaltstücke erhebt sich dann die Masse der Dornfortsätze, die in unregelmässiger Weise, durchaus nicht jedem Wirbelkörper entsprechend in unregelmässig polygonale und dreiseitige, durch Bindegewebsmasse nahtartig verbundene Stücke zerfallen. An den Rumpfwirbeln (Fig. 2 *e*) stellen sie wie erwähnt einen First dar. Am Schwanze (Fig. 1 *f*, *g*) erheben sich, aber auch nicht jedem Wirbel entsprechend, einige Stücke zu dolchartigen, abgeplatteten nach hinten spitz auslaufenden und übergebogenen Fortsätzen, während andere dazwischen gelegene Stücke der Dornfortsatzmasse kleinere, verschieden hohe, mehr senkrecht gestellte, platte, dreieckige Spitzenfortsätze zeigen (Fig. 1 *f*).

Die Haemapophysen oder unteren Bogen des Schwanzes (Fig. 1 *b*) entspringen nicht in der ganzen Breite der Unterfläche der Wirbelkörper und schliessen somit im Bereiche des Intervertebralraumes nicht mit ihren Basen aneinander. Immerhin ist die Form und das Verhalten derselben ein sehr gleichmässiges. An der Basis verbreitert und nach vorn abwärts gerichtet verschmälern sich dieselben ventralwärts ziemlich gleichmässig. An der Spitze sind dieselben (Fig. 1 *c*) zu breiten, verschieden grossen, rechteckigen Platten, die Spinae haemales ausgewachsen, welche nahtförmig, durch sparsames Bindegewebe mit einander verbunden einen unteren Längskamm darstellen. Mit den eigentlichen unteren, die Caudalgefässe umschliessenden Bogen umgrenzen sie unregelmässig vierseitige, durch Bindegewebe ausgefüllte Lücken. An den Rumpfwirbeln erscheinen die gespaltenen Haemapophysen als horizontal nach aussen und hinten gerichtete Rippen (Fig. 3), dieselben schliessen jedoch bei den Meerengeln so dicht aneinander (Fig. 2 *b*), dass dieselben in ihrer

Gesamtheit eine Längsleiste darstellen, welche an der dorsalen Fläche ausgehöhlt erscheint, und deren einzelne, in die Wirbelkörper continuirlich übergehende Elemente (Rippen) durch Naht verbunden sind. Zwischen den Basen derselben, dem Zwischenwirbelraum entsprechend, findet sich eine Oeffnung, die offenbar zum Durchtritt dorsaler Gefässe dient.

Bezüglich des inneren Baues, habe ich mancherlei als Ergänzung meiner ersten Arbeit nachzutragen und ich freue mich, dass dadurch die Beobachtungen KÖLLIKER's<sup>1)</sup> in vielen Punkten unterstützt werden. Vor allem ist das Verhalten der Gefässe erwähnenswerth (Fig. 4) und stimme ich KÖLLIKER, der offenbar erwachsene Exemplare untersucht hat, für diese vollkommen bei, dass eine grosse Anzahl Gefässe in radiärer Richtung, von der Peripherie bis zum centralen Doppelkegel eindringt. Da nun die Gefässe, wie wir wissen, von verkalktem Knorpel begleitet werden, so bekommt der Wirbel auf dem Durchschnitt, neben der concentrischen Lagerung verkalkter Knorpelschichten ein ausserordentlich zierliches, strahlenförmiges Aussehen (Fig. 4), welches um so zierlicher erscheint, als die Gefässe bei der Betrachtung mit blossen Auge ziemlich gleiches Kaliber und gleiche Abstände von einander besitzen. Die beiden bei jungen Individuen ursprünglich an den Basen der Neurapophysen eindringenden Gefässe sind als solche nicht mehr gegenüber den übrigen zu unterscheiden. Mit der Zahl der in radiärer Richtung von allen Seiten her eindringenden Gefässe wird demnach das Caliber derselben allmähig bis zur Grösse der übrigen abgenommen haben. Am wenigsten erscheinen dabei die Gefässe in der dorsalen und ventralen Mitte entwickelt und das erklärt das präponderirende Wachsthum der Seiten. Bei diesem Verhalten kann es nun auch nicht überraschen, dass die von mir als characteristisch erwähnte Oeffnung an den Basen der oberen Bogen bei erwachsenen Thieren nicht mehr zu unterscheiden ist. Bezüglich der Gefässausbreitung in die Tiefe habe ich dem früher Gesagten Nichts beizufügen und weiteren Untersuchungen namentlich der Injection muss es vorbehalten bleiben das nähere Verhältniss des Blutstromes nachzuweisen.

Den früheren Angaben über die mikroskopische Structur der den Wirbel zusammensetzenden Elemente habe ich nur hinzuzufügen, dass sich in den Lagen hyalinen Knorpels, die mit den verkalkten

---

<sup>1)</sup> l. c.



in so regelmässiger Weise abwechseln, in grösserer oder geringerer Ausdehnung zwischen den radiär gestellten Knorpelzellreihen Kalkkrümel ablagern (Fig. 5 *a*) und an der Grenze der verkalkten Lagen eine zusammenhängende Schicht bilden. Somit zeigen die hyalinen Abschnitte bei erwachsenen Thieren das erste Stadium ossificirenden Knorpels. Wichtige Veränderungen sehen wir an der aus hyalinem Knorpel bestehenden, fortsatzbildenden Schicht auftreten. Einmal geht dieselbe, wenn auch in der dorsalen und ventralen Mittellinie weniger entwickelt als ringförmige Lage rings um den eigentlichen Wirbelkörper (Fig. 4 *a*) und somit treten die Angaben KÖLLIKER's in ihr Recht, und dann zeigt sich die oberflächliche Verkalkung an derselben sowohl, wie an den oberen und unteren Bogen resp. Rippen an allen Stellen des Körpers und nicht blos, wie KÖLLIKER angibt, am Schwanze so stark und ausgedehnt, dass dadurch den Wirbeln fast ein knöchernes Aussehen verliehen wird. Die Verkalkung, welche sich bei jüngeren Thieren auf die Innen- und Aussenfläche der Bogen beschränkte, breitet sich bis zur Spitze der Neur- und Haemapophysen, resp. Rippen, so wie an der Wand des Canalis neuralis und haemalis resp. der Unterfläche der Rippen aus und bekleidet sowohl die Seiten, wie die dorsale und ventrale Fläche der Wirbelkörper, wenn auch an letzteren in dünnerer Lage. Die oberflächliche Verkalkung ist aber keine gleichmässige, sondern erscheint in einzelnen Territorien und somit erklärt sich das zierliche Mosaik, welches die Oberfläche der Wirbel bedeckt (Fig. 1, 2 *a*).

Gehen wir nun zur Betrachtung der den Meerengeln angehörigen fossilen Wirbel über, so ergibt sich, dass wenn der Artenreichtum derselben in früheren Erdperioden auch kein sehr grosser zu sein scheint, derselbe dennoch weit beträchtlicher als jetzt ist, und ich zweifle nicht daran, dass auf Grund der vorliegenden Beobachtungen weiter geführte Untersuchungen die Zahl der Funde bedeutend vermehren werden. Ich muss aber dabei ausdrücklich hervorheben, dass es in den meisten Fällen durchaus nicht genügt, so charakteristisch die äusseren Formverhältnisse der Wirbel lebender Squatinae sind, sich bei der Untersuchung fossiler Wirbel an diese allein zu halten. Die Klarlegung der inneren Structurverhältnisse ist durchaus nöthig.

Es ergibt sich nämlich aus meinen bisherigen Beobachtungen, dass unter den fossilen Meerengeln zwei Arten zu unterscheiden sind, von denen die eine zahlreichere, die nächsten Verwandten und

Vorläufer unserer jetzt lebenden *Squatina vulgaris* enthält, während die andere sparsamer vertretene als ausgestorbene Form zu betrachten ist, wenn, was nicht gerade sehr wahrscheinlich, Untersucher, die sich in einer glücklicheren Lage als ich befinden, im Stande sein sollten nachzuweisen, dass *Squatina fimbriata* im Bau ihrer Wirbel Verhältnisse wie diese darbietet. Ich will dieselben, da es ja unmöglich ist sich ein Bild der Formverhältnisse des gesammten Körpers zu machen als

*Squatinae* vert. oblong.

und

*Squatinae* vert. rotund.

bezeichnen. Letztere sind mir nur aus zwei Fundorten, aus dem Pläner Kalk, Strehlen, und aus der Molasse, Pfullendorf (Bad. Seekreis) bekannt. Erstere finden sich in dem Museum zu Dresden, letztere in der Sammlung der Freiburger Universität und beide kommen neben den Repräsentanten der ersteren Art vor.

Eine Uebersicht der fossilen von mir untersuchten *Squatinae* ergibt nun folgendes Resultat.

### **Oberer Jura.**

*Squatina acanthoderma* (Nusplingen Beerathal) (Museum München)

*Squatina alifer* (Thaumas) (Solenhofen) (Museum München).

### **Obere Kreide.**

#### **Turon.**

*Squatina* vert. oblong. (Pläner Kalk, Strehlen) (Museum Dresden).

*Squatina* vert. rotund. (Pläner Kalk, Strehlen) (Museum Dresden).

#### **Senon.**

*Squatina* vert. oblong. (Maestricht) (Museum Leyden) (Museum München).

*Squatina* vert. oblong. (Ciply) (Museum München).

*Squatina* vert. oblong. (Aachen) (Museum Berlin).

**Tertiärperiode.****Oligocaen.**

*Squatina vert. oblong.* (Osterweddigen) (Museum München).

**Molasse.**

*Squatina vert. oblong.* { Pfullendorf (Bad. Seekreis) (Museum Frei-  
*Squatina vert. rotund.* } burg).

Soweit sich nun Schlüsse aus Abbildungen ziehen lassen, gehören zu den Squatinae noch einige der von KIPRIJANOFF<sup>1)</sup> und GEINITZ<sup>2)</sup> beschriebenen Wirbel mit kreisförmigen Wänden; allein ob alle Wirbel, welche GEINITZ dahin rechnet (Pläner, Strehlen, Weinböhla, Hundorf (Böhmen), Oppeln, Quedlinburg etc.) wirklich zu den Meerengeln gehören, ist mir nach den Untersuchungen, die ich an dem mir gütigst aus dem dresdener Museum zur Disposition gestellten Materiale angestellt habe, im höchsten Grade zweifelhaft. Wenige Wirbel haben mir bei der Untersuchung solche Schwierigkeiten bereitet, als gerade aus dem Pläner sowohl von Dresden, wie von Weinböhla, welche Letztere dem berliner Museum angehören. Abgesehen von Ganoiden sind Wirbel von Lamnae zahlreich darunter vertreten, und es ist namentlich bei den eigenartigen Stücken, die REUSS als *Patella* beschreibt und GEINITZ<sup>3)</sup> abbildet, unzweifelhaft, dass dieselben der Familie Lamna angehören. Ich möchte nicht ohne die eingehendste eigene Untersuchung ein abschliessendes Urtheil über die Zugehörigkeit aller Wirbel mit kreisförmigen Wänden fällen, allein auf der anderen Seite nicht die Gelegenheit vorübergehen lassen, ohne darauf aufmerksam zu machen, dass eine Revision des Materiales auf Grund mikroskopischer Analyse durchaus nöthig ist. Es wird dadurch die Zahl der Squatinae jedenfalls vermehrt werden, wie ich es auch nicht für unmöglich halte, dass sich unter anderem auch unter den von GEINITZ im ersten Bande seines Werkes Taf. 65 Fig. 35 bis 41 aus dem unteren Pläner von Plauen und von Gamigshügel noch Squatinae verbergen. Weiterhin wird die Unterscheidung noch dadurch besonders schwierig, dass sich unter den Wirbeln aus dem Pläner Formen verbergen, die einer eigenen, wie es scheint

<sup>1)</sup> Fischüberreste im kurskischen eisenhaltigen Sandsteine.

<sup>2)</sup> Das Elbthalgebirge in Sachsen.

<sup>3)</sup> l. c. Taf. 39 Fig. 3.

vollkommen ausgestorbenen Familie angehören, welche sich ebenfalls durch kreisförmige Wände (GEINITZ, KIPRIJANOFF) auszeichnen. Ich werde nicht verfehlen, sobald ich über die Stellung der Träger derselben vollkommen im Klaren bin, ausführlich auf dieselben zurückzukommen.

Aus der äusseren Form der fossilen Wirbel lassen sich also, wie wir gesehen haben, nicht unter allen Umständen sichere Schlüsse auf die Zugehörigkeit zu den Squatinae machen, dagegen kann man aus den inneren Structurverhältnissen nicht unschwer ein allgemeines, charakteristisches Merkmal ableiten und stelle ich dasselbe hiermit an die Spitze.

Die Wirbel bestehen aus concentrischen Lagen verkalkten Knorpels, zwischen denen im fossilen Zustande die Schichten hyalinen Knorpels fast vollkommen ausgefault und durch Gesteinsmassen ersetzt sind. Diese concentrischen, durchgehenden Lagen werden in regelmässiger Weise von radiären Strahlen, den an den Wänden aus verkalktem Knorpel bestehenden Gefässcanälen durchsetzt, welche bis an den kompakten, centralen Doppelkegel reichen und desto zahlreicher sind, je älter das Thier ist. Es findet sich im Inneren niemals eine Spur der der Familie Lamna, Carcharias etc. eigenthümlichen, vier keilförmigen und eine Kreuzfigur bildenden Lücken, welche im Leben zur Aufnahme der Basen der Neur- und Haemapophysen dienen. Die concentrische und radiäre Streifung geht somit immer durch den ganzen Wirbel.

Hat man es mit Wirbelbruchstücken zu thun, so muss die mikroskopische Untersuchung das Vorhandensein von mit Gesteinsmassen erfüllten oder leeren, radiären Canälen nachweisen, da anderweitig bei vorhandener radiärer und concentrischer Streifung eine Verwechslung mit Wirbeln aus der Familie Lamna möglich ist. Fehlt die radiäre Streifung und lässt die Grösse der Wirbel oder Wirbelbruchstücke es zweifelhaft, ob man es mit einem jungen Individuum zu thun habe, so ist der fast vollständige Mangel des organischen Gewebes zwischen den concentrischen Lagen des verkalkten Knorpels für Squatina entscheidend. Ich hebe letzteren Umstand ausdrücklich hervor, weil sonst Verwechslungen mit den eigenartigen Wirbeln einer wahrscheinlich ausgestorbenen Familie vorkommen



können. Ich würde diese Familie bereits mit den Squatinac zusammen abgehandelt haben, wenn ich nicht bis dahin der Möglichkeit der Untersuchung einiger seltener Haie, namentlich aber des Rhinodon beraubt gewesen wäre. Vielleicht darf ich hoffen, dass diese Zeilen einen oder den anderen meiner Herren Collegen veranlassen werden mir Rumpf- und Schwanzwirbel dieser seltenen Form behufs Untersuchung zur Disposition zu stellen.

Unter allen fossilen Wirbeln nähern sich die aus der oberen Kreide von Maestricht, welche dem Reichsmuseum in Leyden angehören, am meisten denen von *Squatina vulgaris*. Sie sind sämtlich Rumpfwirbel und prachtvoll erhalten. Alle zeigen nicht unbedeutende Reste der Neurapophysen und der Rippen. Die Wirbelhöhlung (Fig. 6 c) zeigt in charakteristischer Weise die dorsale und ventrale Einziehung und an der Peripherie das ebene Feld des centralen Doppelkegels, welches den peripheren Theilen des Intervertebralgewebes zur Anheftung dient. Dasselbe ist der Fall bei dem Wirbel aus dem Oligocaen (Osterweddigen) (Fig. 11 a). Die Wirbeloberfläche ist an den Seiten glatt mit nur unbedeutend aufgeworfenen Rändern am Zwischenwirbelraum. Hier und da lässt sich deutlich die musivische Zeichnung, der Ausdruck der Verkalkungsterritorien an der Oberfläche der fortsatzbildenden Schicht, erkennen (Fig. 7 a). Auch erscheinen an einzelnen Stellen feine Gefäßöffnungen. An der dorsalen Fläche (Fig. 7 b) befindet sich eine flache, vierseitige Grube, deren seitliche Ränder mehr oder minder aufgeworfen sind und in deren Grunde zwei flache, vierseitige Felder erscheinen. Die aufgeworfenen Seitenränder sind die Reste der oberflächlichen Verkalkungen der Neurapophysen, die beiden Felder im Grunde der Ausdruck der hyalinen Knorpelmasse an der Basis der oberen Bogen auf dem eigentlichen oder chordalen Wirbelkörper. Zwischen ihnen liegt derselbe grösstentheils unbedeckt von der verkalkten Masse der skeletogenen oder fortsatzbildenden Schicht, welche den Boden des Rückenmarkscanals bilden sollte. Dieselbe ist offenbar weggebröckelt und es finden sich nur mehr oder minder bedeutende Reste derselben vorn und hinten (Fig. 7 c). Nur an einem Wirbel (Fig. 8 e, gelang es mir auf dem Querschnitt in der ganzen Ausdehnung zwischen den Basen der oberen Bogen die am Boden des Rückenmarkscanals befindliche verkalkte Lage der skeletogenen Schicht nachzuweisen. Auch an der ventralen Fläche ist die oberflächliche, verkalkte Lage der fortsatzbildenden Schicht nur höchst unvollständig erhalten und auf unbedeutende Reste an

der Peripherie beschränkt, so dass die untere Fläche des chordalen Wirbelkörpers mit ihren feinen Gefässöffnungen frei zu Tage liegt. Seitlich erheben sich dann die verkalkten Partien der Rippenwurzeln als kurze Fortsätze (Fig. 8 *b*). An dem Wirbel von Osterweddigen fehlte jede Spur der Bogen.

Der mediane Querschnitt (Fig. 8) lässt die Structur des Squatinawirbels deutlich zu Tage treten, die sich in Nichts von der des lebenden unterscheidet, wie ein Blick auf die entsprechenden Figuren 8 und 4 lehrt. Besonders interessant ist bei diesen Wirbeln das Verhältniss der fortsatzbildenden, skeletogenen Schicht. Die hyaline Lage derselben ist ebenso vollständig, wie die unter der elastica externa gelegene Schicht hyalinen Knorpels (siehe meine erste Arbeit) des eigentlichen Wirbelkörpers verschwunden und es zeigt sich somit zwischen dem eigentlichen Wirbelkörper und den verkalkten Partien der skeletogenen Schicht ein mit amorpher Kreidemasse erfüllter Raum, der an der Grenze des Wirbels gegen den Zwischenwirbelraum selbstverständlich sein Ende findet, da hier das periphere Ende des centralen Doppelkegels mit den verkalkten Partien der skeletogenen Schicht verschmolzen ist. Dadurch entstehen eben die leicht angeworfenen vorderen und hinteren Ränder des Wirbelkörpers.

Der Wirbel aus dem Oligocaen (Osterweddigen) war abgesehen von dem Mangel der äusseren fortsatzbildenden Schicht in histiologischer Beziehung vielfach interessant. Einmal zeigte er sehr deutlich die sternförmige Einschnürung der Chorda im Centrum (Fig. 12), wie ich sie in meiner ersten Arbeit von den Wirbeln lebender Squatinae beschrieben habe, ferner war auch bei diesem Wirbel die centrale an die elastica interna stossende, hyaline Knorpellage, wenn auch undeutlich in ihrer Structur nachweisbar (Fig. 13 *b*). Vor Allem aber war das Verhalten der Massen im Bereiche der concentrischen Lagen hyalinen Knorpels von Interesse. In den centralen Theilen des Wirbels zeigte sich die Knorpelmasse nicht vollständig von amorphen Gesteinsmassen verdrängt, sondern hin und wieder erschienen Inseln petrificirten Knorpels (Fig. 13 *f*) mit den Knorpelhöhlen in radiärer Richtung angeordnet. Es kann das nicht überraschen, da ich bereits von den Wirbeln erwachsener lebender Thiere hervorgehoben habe (Fig. 5) dass sich in der Zwischenzellschubstanz der hyalinen Knorpellagen in grösserer oder geringerer Ausdehnung Ablagerungen von Kalksalzen geltend machen. Das Gewebe wird dadurch resistenzfähiger und leichter fossilisirt. Auch die Lagen von

Kalkkrümeln an der Grenze der verkalkten Knorpellagen lassen sich in der ganzen Dicke des Wirbels deutlich nachweisen (Fig. 14 b).

An der Peripherie des Wirbelkörpers bieten im Uebrigen die Lagen, die im Leben durch Hyalinknorpel vertreten sind, ein anderes Bild dar, als im Centrum. Es kann das übrigens nicht überraschen, da dieselben jüngere Bildungen sind. Der Wirbel wächst ja durch immer neue Ablagerungen von Knorpel an der Peripherie und somit werden die jüngsten Schichten aus nicht verkalktem Hyalinknorpel bestehen, während sie gegen das Centrum hin immer reichlicher Kalksalze in die Zwischenzellsubstanz aufnehmen. Der fossile Wirbel wird daher an der Peripherie zwischen den verkalkten Knorpellagen schwerlich Spuren hyalinen Knorpels zeigen, und so verhält es sich auch. Derselbe ist vollkommen ausgefault. Die Art und Weise aber der Ausfüllung der dadurch entstehenden Räume von Seiten der Versteinerungsmassen bietet ein äusserst zierliches Bild, das sich bei den fossilen Wirbeln der verschiedensten Thierklassen häufig findet. An der centralen, wie peripheren, der wie im Centrum mit Kalkkrümeln belegten Fläche der verkalkten Knorpelschichten wird in concentrischen, wellig verlaufenden, glasklaren Lagen (Fig. 14 c) Gesteinsmasse (Kiesel?) abgelagert, so dass schliesslich im Centrum nur feine unregelmässige Spalträume übrig bleiben, die wie die Höhlen der Knorpelzellen hier und da mit schwarzen oder schwarzbraunen Substanzen gefüllt sind. Von dem eigenthümlichen Canalsystem, welches so besonders deutlich an dem Wirbel aus der oberen Kreide (Ciply) in den verkalkten Knorpellagen zu Tage trat, war weder bei diesem, noch bei einigen anderen Wirbeln von *Squatina* etwas zu sehen, dagegen liessen sich die von mir erwähnten Lagen des centralen Doppelkegels recht gut an allen nachweisen.

Unserer jetzt lebenden *Squatina* nahestehend waren ganz abgesehen von *Squatina acanthoderma* und alifer jedenfalls auch die Träger der Wirbel aus dem Senon (Aachen), deren mikroskopischer Bau sich in Nichts von dem Wirbel aus dem Oligocaen unterscheidet, wie dasselbe auch mit den Maestrichter Wirbeln des münchener Museum der Fall ist.

Die Wirbel von *Squatina* (Thaumas) alifer, deren Untersuchung ich der Güte meines Herrn Collegen ZITTEL verdanke, gehören einem sehr jungen Thiere an und zeigten sich stark comprimirt, liessen jedoch mikroskopisch, wenn auch mit Mühe, die characteristi-

sche Structur der Squatinawirbel erkennen und bestätigten auf diese Weise die von GIEBEL aus der allgemeinen Gestalt und von mir aus den Placoidschuppen gewonnene Diagnose. Die Zahl der concentrischen Schichten ist eine sehr geringe 2—3. Von der fortsatzbildenden Schicht findet sich keine Spur. Wahrscheinlich ist aber während des Lebens des Thieres die Zahl der Lagen des eigentlichen Wirbelkörpers eine grössere gewesen. Es mögen bei dem Ausfaulen der hyalinen Knorpelmasse und der Compression, die der Wirbel durch die Gesteinsmassen erfahren hat, wohl einzelne Lagen des verkalkten Knorpels so zusammengeschoben sein, dass sie unter dem Mikroskop als zusammenhängende Schicht erscheinen.

Wahrhaft gigantische Thiere müssen die Träger der oblongen Wirbel aus der Molasse von Pfullendorf (Bad. Seekreis) gewesen sein, für deren Ueberlassung ich meinem Herrn Collegen FISCHER herzlich verbunden bin. Sie fanden sich neben den runden Squatinawirbeln, solchen die zur Familie Lamna gehören und ferner mit Wirbeln, deren Diagnose ich bereits an dieser Stelle richtig stellen möchte.

QUENSTEDT<sup>1)</sup> bildet die Gleichen auf Taf. XVI Fig. 4 und Taf. XXIV Fig. 2 beide aus der Molasse von Pfullendorf ab. Ersterer trägt die Bestimmung als Galeus, letzterer die von Spinax. Weder der eine noch der andere ist aber ein Wirbel eines Plagiostomen, sondern gehört, wie ich später in dem betreffenden Abschnitte an der Hand der mikroskopischen Analyse zeigen werde, Ganoiden an und namentlich gehört der als Spinax bestimmte zu einem Ganoiden, welcher dem jetzt lebenden Polypterus nahe verwandt, wenn nicht gar selber ein fossiler Polypterus ist. Die freiburger Squatinawirbel waren unrichtig als Galeocerdo zugehörig bestimmt und gehören offenbar der Wurzel des Schwanzes an.

Diese Wirbel (Fig. 9, 10) zeigen die oblonge Form in einer Weise ausgeprägt, wie kaum bei einem der übrigen Repräsentanten der Familie und namentlich lassen sie die starke, leistenartige Vorragung an der Mitte der Seitenfläche erkennen, auf die ich bereits bei den Schwanzwirbeln der lebenden Meerengel aufmerksam gemacht habe. Sie ist jedoch in einem solchen Grade ausgeprägt, dass oberhalb und unterhalb derselben der Wirbel förmlich eingeschnürt erscheint (Fig. 10). Wie bei den Maestrichter Wirbeln des leidener Museum erscheint der Rand der Wirbel am Zwischenwirbelraum

<sup>1)</sup> Handbuch der Petrefactenkunde. 2. Aufl. Tübingen 1869.



kaum aufgeworfen. Die Seitenflächen sind in der Weise der gewöhnlichen Squatinawirbel marmorirt, mit zahlreichen Gefäßöffnungen. In der Mitte der dorsalen und ventralen Fläche befinden sich flache Vertiefungen, die wie bei den Wirbeln der oberen Kreide beschrieben wurde, zur Einlagerung der korpeligen Basen der Neur- und Haemapophysen dienen und in deren Grunde der eigentliche Wirbelkörper (Fig. 10 b) zum Vorschein kommt. Von den oberen und unteren Bogen finde ich so gut wie gar nichts erhalten, wie überhaupt der Erhaltungszustand gerade dieser Wirbel kein sonderlicher ist. Sie erscheinen im höchsten Grade bröcklich. Das zeigt sich an dem mir vorliegenden Exemplare auch darin, dass auf der einen Seite der centrale Doppelkegel in der Wirbelhöhle (Fig. 9 a) bis auf Theile im Centrum abgebrochen ist. Der Chordacanal ist, wie es oftmals an den Squatinawirbeln der Fall, excentrisch gelagert.

So sehr nun die äusseren Formverhältnisse der Wirbel mit denen der unserer *Squatina vulgaris* am nächsten stehenden fossilen Repräsentanten der Familie übereinstimmen, so bietet doch der innere Bau eine solche Abweichung, dass die Träger wahrscheinlich eine besondere Stellung in der Familie beanspruchen können. Sie bilden meiner Meinung nach ein Bindeglied zwischen den unseren lebenden Meerengeln nahestehenden Squatinae mit oblongen und den ihnen am fernsten stehenden mit runden Wirbeln. Damit soll nun aber nicht ohne Weiteres gesagt sein, dass diese sich aus jenen oder umgekehrt entwickelten, es ist recht wohl möglich, dass sie gleichberechtigte Nachkommen einer Stammform sind, die in der älteren jurassischen Periode oder früher existirte. Ich finde die Vermittlung in der Form des eigentlichen oder chordalen Wirbelkörpers (Fig. 10 b), die durchaus von der der jetzt lebenden *Squatina* und ihrer nächsten fossilen Verwandten abweicht, dagegen mit der übereinstimmt, welche die Squatinae mit runden Wirbeln darbieten.

Bei *Squatina vulgaris* und deren nächsten Verwandten zeigt der chordale Wirbelkörper (Fig. 4, 8) im Ganzen die Form des gesamten Wirbelkörpers (eigentlicher Wirbelkörper und die Belegmasse von Seiten der fortsatzbildenden oder skeletogenen Schicht). Er erscheint auf dem Querschnitt oblong mit nicht selten gut ausgeprägter dorsaler und ventraler Einbuchtung. Bei dem Pfullendorfer Wirbel ist er jedoch rund, wenn auch an der ventralen Seite etwas breiter als an der dorsalen (Fig. 10). Die oblonge Form wird also wesentlich durch das seitliche Wachsthum der skeletoge-

nen oder fortsatzbildenden Schicht, die im Uebrigen durch das Ausfaulen der centralen hyalinen Knorpelmasse derselben wie bei den Wirbeln aus Maestricht scharf gegenüber dem eigentlichen Wirbelkörper getrennt ist, zu Wege gebracht. Dieses mächtige Auswachsen derselben nach der Seite ist ja übrigens bei *Squatina vulgaris* und deren fossilen Verwandten bereits angedeutet, da, wie ich früher hervorgehoben habe, die Stärke der skeletogenen Schicht an der Seitenfläche der Wirbel stets beträchtlicher ist als an der dorsalen und ventralen, und das findet ja seine Erklärung in dem Herumwachsen der fortsatzbildenden Schicht gegen die dorsale und ventrale Mittellinie während der Entwicklung. Die Bildung an den Seiten ist also der oben und unten zeitlich stets voraus.

Der Bau des eigentlichen Wirbelkörpers (Fig. 10) bietet im Uebrigen nichts besonders Abweichendes dar und ich habe deswegen die mikroskopische Analyse unterlassen um so mehr, weil das sparsame Material die grösste Schonung erheischte. Sie wäre aber, so klar die Verhältnisse auch liegen, doch nicht überflüssig, namentlich mit Bezug auf die periphere, fortsatzbildende Schicht, die bereits bei der Betrachtung mit blossem Auge manches Interessante darbietet (Fig. 10 a).

Sie ist natürlich die mächtig entwickelte, verkalkte Lage derselben (die centrale hyaline Schicht ist ausgefault) und zeigt eine ähnliche Structur und somit ein ähnliches Wachsthum, wie der eigentliche Wirbelkörper. Sie ist wie dieser concentrisch geschichtet, allein scheinbar nicht aus abwechselnd hyalinem und verkalktem Knorpel, sondern bei oberflächlicher Betrachtung gleichmässig aus letzterem bestehend. Woher nun aber die regelmässige Aufeinanderfolge stärkerer, heller und schmalerer, dunklerer Lagen? Wenn ich auch glaube, dass es nur auf einem dichterem Gedrängtsein verkalkter Lagen und dem entsprechender Dickenabnahme hyaliner Schichten beruht so gibt darüber doch nur das Mikroskop Auskunft. Vielleicht wird durch eine solche Untersuchung Licht in die Art und Weise des Wachsthums sowohl dieser Schicht, wie des eigentlichen Wirbelkörpers gebracht, Verhältnisse, die an den lebenden Thieren durchaus noch nicht Gegenstand sorgfältiger, entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen gewesen sind. Wahrscheinlich werden hier Appositions- und Resorptionsvorgänge eine ähnliche Rolle, wie im Knochen spielen. Solche Vorgänge sind mit Bezug auf den Knorpel kaum Gegenstand der Forschung geworden. Wie bei dem eigentlichen Wirbelkörper, so durchsetzen selbstverständlich die Gefässe, der Grösse

der Wirbel entsprechend, reichlich die Schicht in der bekannten radiären Richtung.

Was nun diejenigen oblongen Wirbel, die dem Pläner Kalk bei Strehlen entstammen, und welche ich den Squatinae zuschreibe betrifft, so muss ich von vorn herein betonen, dass meine bisherigen Beobachtungen durchaus nicht den Anspruch auf Vollständigkeit erheben und alle Structurverhältnisse ausreichend ergründet haben. Es unterliegt für mich keinem Zweifel, dass Untersuchungen an einem grösseren und besser conservirtem Material aus diesen Schichten mancherlei neue Thatsachen zu Tage fördern werden, und wenn ich auch nicht zweifle, dass die jetzt zu schildernden Wirbel Squatinae angehören, so fragt sich doch immerhin, in wie weit nähern oder entfernen dieselben sich von denen der jetzt lebenden Meerengel. Auf diese Frage vermag ich nur unvollkommene Antwort zu geben und kommenden Forschungen mag es vorbehalten bleiben hier vollkommen Licht zu schaffen. Ich bin einstweilen geneigt auch in ihnen Uebergangsformen zu den Squatinae mit runden Wirbeln zu sehen, wenn die Uebergänge sich auch an andere Verhältnisse knüpfen, wie bei den Wirbeln aus der Molasse. Die Wirbel sind leider sämmtlich von hinten nach vorn stark comprimirt und zugleich sind die Wirbelhöhlenflächen gegen einander verschoben und die zwischen den Wänden des centralen Doppelkegels sich ausspannenden concentrischen Lagen verbogen und verworfen, wie das namentlich Querschnitte auf das deutlichste lehren. Dadurch wird die Reinheit der Beobachtung sehr getrübt.

Die Form derselben ist also oblong, an den grösseren mit dorsaler und ventraler Einbiegung, die an einem kleineren Wirbel nicht merkbar erscheint. An diesem (Fig. 15 *b*) tritt jedoch der seitliche Vorsprung desto deutlicher hervor. Die Wirbelhöhlung zeigt an der Peripherie die Abplattung wie sie den lebenden Squatinae so ausgeprägt zukommt, wie auch den Wirbeln aus der oberen Kreide, allein die eigentliche trichterförmige Höhlung des stundenglasförmigen Wirbels zeigt sich nicht wie bei den bisher betrachteten Squatinae glatt, sondern wie bei den Meerengeln mit runden Wirbeln und vor allem bei den Repräsentanten der Familie Lamna concentrisch gestreift. Dieses Verhalten findet seine Erklärung in der Structur des centralen Doppelkegels. Derselbe erscheint wie bei vielen Lamnawirbeln lamellös geschichtet. Das bedingende eigenartige Verhalten der Knorpelzellen werde ich seiner Zeit in dem Abschnitte über die Familie Lamna erörtern. Im übrigen lassen sich an dem Doppel-

kegel die drei in meiner ersten Arbeit beschriebenen Lagen verkalkten Knorpels nicht unschwer nachweisen.

Eigenthümlich erscheint bei der Grösse der Wirbel der gänzliche Mangel von Andeutungen der oberen und unteren Bogen. Ob derselbe auf dem vollständigen Verschwinden der fortsatzbildenden, skeletogenen Schicht in Folge von ungenügender Verkalkung an der Peripherie beruht, oder ob die hyalinknorpeligen Lagen nur unvollständig den Wirbelkörper umgriffen, ein Verhalten, welches diese Form als eine der Stammform am nächsten stehende characterisiren würde, diese Frage wird sich nur bei grösserem, gut conservirtem Materiale entscheiden lassen. Ich finde keine Spur einer von dem eigentlichen Wirbelkörper geschiedenen, skeletogenen Schicht. Dagegen ist es mir auffallend, dass die für die Squatinae so charakteristischen, durch Hyalinknorpel getrennten Lagen verkalkten Knorpels an der Peripherie so ausserordentlich dicht zusammengedrängt erscheinen, dass sie bei der Betrachtung mit blossem Auge eine zusammenhängende, periphere Lage verkalkten Knorpels darstellen (Fig. 15 a), die sich erst durch Hülfe des Mikroskops in ihre Einzelbestandtheile auflösen lässt. Uebrigens zeigen ja auch junge Exemplare von *Squatina vulgaris* (siehe meine erste Abhandlung Fig. 9) einen geringeren Abstand der peripheren, verkalkten Lagen, als es im Centrum der Fall ist. Die radiären Gefässcanäle sind der Grösse des Wirbels entsprechend zahlreich und sie sowohl, wie die im Leben durch Hyalinknorpel ausgefüllten Räume zwischen den concentrischen Lagen verkalkten Knorpels sind mit schönen Kalkspathplatten ausgefüllt.

Die runden Wirbel aus dem Pläner Kalk, zu deren Beschreibung ich mich jetzt wende, bieten der histiologischen Untersuchung ungemaine Schwierigkeiten, weil der Erhaltungszustand der Elemente mit wenigen Ausnahmen ein ausserordentlich schlechter ist. Eine braunrothe Masse hat die Gewebe verändert, die verkalkte Intercellularsubstanz grösstentheils aufgelöst, die Knorpelhöhlen erweitert und so erscheint das verkalkte Knorpelgewebe mit Ausnahme des centralen Doppelkegels als braunroth gefärbtes, maschiges Netzwerk. Man könnte mir nun vielleicht entgegen halten, dass ein solcher veränderter Zustand der Gewebe doch kaum einen Schluss gestatte, dass dieselben im Leben Knorpel gewesen seien, allein dagegen ist einzuwenden, dass der Erhaltungszustand des centralen Doppelkegels und dessen Bau zeigt, dass auch in diesen Wirbeln Knorpel durchaus die Grundlage bildete. Derselbe zeigt die Lagen



verkalkten Hyalinknorpels, wie ich sie früher beschrieben habe. Mit dem Nachweis aber, dass es sich um Wirbel von Knorpelfischen handelt, ergibt sich dann auch aus den mikro- und makroskopischen Verhältnissen die Zugehörigkeit zur Familie Squatina. Immerhin wäre es bei der Eigenartigkeit der Wirbel sehr wünschenswerth die histiologische Untersuchung an besser conservirten Exemplaren wieder aufzunehmen.

Die Wirbel sind durch ihre vollkommen kreisrunde, damenbrettartige Gestalt und durch den gänzlichen Mangel einer Spur von oberen und unteren Bogen characterisirt (Fig. 20). Die Wirbelhöhlung (Fig. 19) zeigt auch bei ihnen an der Peripherie das abgeplattete Feld für die Intervertebralgewebe und im Anschluss an dasselbe einige wenige breitere, concentrische Ringe (Fig. 19 *b*), die im Centrum der Aushöhlung nicht vollständig verschwinden, aber so fein und wenig vorragend sind, dass sie nicht besonders in die Augen fallen (Fig. 19). Diese Erscheinungen beruhen, wie mir scheint, auf Buchtungen des centralen Doppelkegels, die, wie vielleicht Untersuchungen an besseren Exemplaren lehren werden, mit der ungleichmässigen Ausdehnung der abwechselnden verkalkten und hyalinen Knorpellagen zwischen den inneren Wänden desselben zusammenhängen. Aehnliches tritt auch bei *Squatina acanthoderma* (siehe meine erste Arbeit [Fig. 11]) zu Tage. Der Chordacanal liegt central.

Die innere Structur des Wirbelkörpers, möge derselbe nur dem eigentlichen Wirbelkörper der übrigen Squatinae oder diesem und der fortsatzbildenden, peripheren Belegschicht desselben homolog sein (hoffentlich werden weitere Untersuchungen das klar stellen, wie ich ja bereits auf die einschlägigen Fragen aufmerksam gemacht habe), tritt auf den leicht entstehenden, vollständigen Bruchflächen zu Tage. Es zeigt sich eine periphere (Fig. 20 *a*) aus dicht gedrängten, concentrischen Lagen bestehende, und eine centrale (Fig. 20 *b*) durch ihre von der ganzen Peripherie aus in gleichmässigen Abständen ausgehende, radiäre Strahlung ausgezeichnete Schicht. Die genauere Betrachtung lehrt jedoch, dass in der peripheren eine feine der centralen entsprechende Richtung vorhanden ist, wie sich in der centralen Zone concentrische, allein in weiteren Abständen stehende Lagen befinden. Ein mikroskopischer Dünnschliff (Fig. 21) gibt sofort die nöthige Auskunft. Wie bei jungen Squatinae vulgares und den oblongen Wirbeln aus dem Pläner stehen hier, nur noch viel ausge-

prägender im peripheren Drittel die concentrischen Lagen verkalkten Knorpels dicht gedrängt, während sie im Centrum im Leben durch Hyalinknorpel geschieden weit auseinander stehen. Die dicht gedrängt, in radiärer Richtung verlaufenden Canäle werden daher den centralen Zweidritteln den strahlenförmigen Character geben, während dagegen, in dem Maasse wie die concentrischen verkalkten Knorpellagen dichter zusammentreten, der zwischenliegende Hyalinknorpel sparsamer wird, der concentrische Bau überwiegt, der andere in den Hintergrund tritt.

Bei dem colossalen runden Squatinawirbel aus der Molasse (Pfullendorf) (Fig. 16) tritt bei mikroskopischer Untersuchung der histiologische Character der Meerengelwirbel klar und deutlich zu Tage und wäre es überflüssig und nur eine Wiederholung hier noch einmal auf alle Einzelheiten des mikroskopischen Baues einzugehen, allein wie bei den Wirbeln aus dem Pläner sind auch bei diesen noch die wichtigen Fragen nach dem Antheil, den skeletogene Schicht und eigentlicher Wirbelkörper an dem fossilen Wirbel haben, zu lösen. Es handelt sich ja dabei wie wir wissen um Fragen, die für die specielle Verwandtschafts- und Stammeslehre der Squatinae von erheblicher Wichtigkeit sind. Das Material der freiburger Sammlung war leider ein zu beschränktes, um darauf eine präzise Antwort geben zu können und doch wären bei der prachtvollen Conservirung der Gewebe gerade diese Wirbel zur Lösung der Fragen besonders geeignet. Vielleicht birgt die tübinger Sammlung, die mir leider trotz wiederholten freundlichen Anklopfens verschlossen geblieben ist, Material, um zu entscheiden, in welchem Verhältniss während des Lebens die oberen und unteren Bogen zum Wirbelkörper standen. Ob die grosse Oeffnung an der Seitenfläche des Wirbels (Fig. 16) in irgend einer Beziehung zu ihnen steht, ich vermag es nicht zu entscheiden. Uebrigens zeigen die Wirbel bereits bei der Betrachtung von der Seite die Gestalt der Squatinawirbel namentlich der des Rumpfes. Sie sind rechteckig ohne aufgeworfene Ränder, mit zahlreichen Gefässöffnungen an der Oberfläche (Fig. 16). Das abgeplattete Feld der Wirbelhöhlung fehlt auch diesen Wirbeln nicht, während die concentrische Ringbildung in ihr undeutlicher wie bei den Wirbeln aus dem Pläner zu Tage tritt. Im Uebrigen tritt bei ihnen, wie bei denen aus dem Pläner die Verdichtung der concentrischen verkalkten Knorpellagen im peripheren Drittel aufs deutlichste zu Tage, und zwar in einem solchen Grade, dass nahe der Oberfläche nur äusserst sparsame Lücken vorhanden sind, die im

Leben mit Hyalinknorpel ausgefüllt waren. Interessant war mir, dass an diesen in histiologischer Beziehung prachtvoll erhaltenen Wirbeln das in der ersten Arbeit beschriebene Canalsystem wieder aufs Schönste zu Tage trat.

Breslau, Januar 1877.

### Nachtrag.

Ich verdanke es dem überaus liebenswürdigen Entgegenkommen meiner Herren Collegen in Belgien, dass es möglich geworden ist die Zahl der Funde fossiler Squatinae zu vermehren. Im Musée royal d'histoire naturelle, dessen reiche Schätze mir durch die Güte des Directors Herrn DUPONT erschlossen worden, wofür ich ihm hiermit meinen herzlichsten Dank abstatte, fand ich neben einer Menge anderer Plagiostomenwirbel, die noch der Bestimmung harren, eine grosse Anzahl fossiler Squatinawirbel aus der oberen Kreide (Ciply) mit denselben Characteren, wie die von mir in der ersten Abhandlung von dem gleichen Fundorte aus der Münchener Sammlung beschriebenen. Ferner befindet sich dort ein oblonger Squatinawirbel aus dem Crag von Antwerpen, welcher vollkommen dem von mir aus der Molasse (Pfullendorf) beschriebenen entspricht. Ebenso sah ich im Museum der Universität Lüttich aus der oberen Kreide von Maastricht einen mit No. 31 bezeichneten Squatinawirbel, der sich in Nichts von denen des Reichsmuseum in Leyden unterscheidet.

Schliesslich habe ich dann noch besonders hervorzuheben, dass sich den bisherigen Funden aus den verschiedenen Schichten das

Pliocaen (Terrain rupelien) mit

Squatina vert. obl.

aus der Sammlung des Herrn Prof. VAN BENEDEN in Löwen anschliesst. Die Wirbel unterscheiden sich in Nichts von denen aus der oberen Kreide (Museum Leyden) und dem Wirbel aus dem Oligocaen (Osterweddigen) und stehen somit unserer jetzt lebenden Squatina vulgaris am nächsten. Diese Wirbel sind, wie mir mein verehrter Herr College VAN BENEDEN, dem ich ebenfalls herzlichen Dank schulde, mündlich mittheilte, bereits von ihm selber als Squatinawirbel bestimmt und kann ich auch mit Bezug auf den mikroskopischen Bau die Richtigkeit der Bestimmung nur bestätigen.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XVII.

- Fig. 1. Schwanzwirbel von *Squatina vulgaris* von der Seite gesehen. Natürliche Gr. *a.* Wirbelkörper mit der Verkalkungsmosaik an der Oberfläche. *b.* Haemapophysen. *c.* Spinae haemales. *d.* Neurapophysen mit dem ventralen Nervencanal. *e.* Schaltstücke mit dem dorsalen Nervencanal. *f.* Kurze Dornen der Spinae haemales. *g.* Lange Dornen.
- Fig. 2. Rumpfwirbel derselben *Squatina* von der Seite gesehen. Natürl. Gr. *a.* Wirbelkörper mit dem Oberflächenmosaik. *b.* Rippen. *c.* Neurapophysen mit dem unteren Nervencanal. *d.* Schaltstücke mit dem oberen Nervencanal. *e.* Spinae neurales.
- Fig. 3. Rumpfwirbel derselben *Squatina* von der Wirbelhöhlung aus gesehen. Natürl. Gr. *a.* Randsaum zur Befestigung der peripheren Theile der Intervertebralgewebe.
- Fig. 4. Medianer Querschnitt durch einen Rumpfwirbel derselben *Squatina*. Gr.  $\frac{2}{1}$ . *a.* Skeletogene oder fortsatzbildende Schicht (verkalkte Lage derselben). *b.* Eigentlicher Wirbelkörper. *c.* Hyalinknorpelige Lage, theils dem chordalen Wirbelkörper theils der fortsatzbildenden Schicht, angehörig. *d.* Rippe. *e.* Neurapophyse. *f.* Spina neuralis.
- Fig. 5. Stück eines Querschnitts eines Rumpfwirbels von *Squatina vulgaris*. Gr.  $\frac{300}{1}$ . *a.* Die Ablagerungen von Kalkkrümeln in den hyalinen Knorpellagen. *b.* Die Kalkkrümelnschicht an der Grenze der verkalkten Knorpelschicht *c.*
- Fig. 6. Ein fossiler Squatinawirbel aus der oberen Kreide von Maestricht (Museum Leyden). Natürl. Gr. *a.* Der Randsaum. *b.* Die Reste der Neurapophysen. *c.* Die dorsale Einziehung.
- Fig. 7. Ein fossiler Squatinawirbel aus der oberen Kreide von Maestricht von der dorsalen Seite gesehen. Natürl. Gr. *a.* Das Oberflächenmosaik. *b.* Die flachen Gruben für die Basen der Neurapophysen. *c.* Die Reste der skeletogenen Schicht am Boden des Rückenmarkscanals. *d.* Die Reste der Verkalkung an den Basen der Neurapophysen.
- Fig. 8. Ein mittlerer Frontalschnitt durch einen fossilen Squatinawirbel aus der oberen Kreide von Maestricht. Natürl. Gr. *a.* Der eigentliche oder chordale Wirbelkörper. *b.* Die Reste der verkalkten Partien der Rippenwurzeln. *c.* Die skeletogene oder fortsatzbildende Schicht. *d.* Die Reste der verkalkten Partien an den Basen der Neurapophysen. *e.* Die skeletogene Schicht am Boden des Rückenmarkscanals. *f.* Der



theilweise mit Kreide gefüllte Raum zwischen eigentlichem Wirbelkörper und fortsatzbildender Schicht.

- Fig. 9. Ein Squatinawirbel aus der Molasse (Pfullendorf) von der Wirbelhöhlung aus gesehen. Natürl. Gr. *a*. Die Reste des centralen Doppelkegels.
- Fig. 10. Ein mittlerer Querschnitt desselben Wirbels. Natürl. Gr. *a*. Die skeletogene fortsatzbildende Schicht. *b*. Der eigentliche oder chordale Wirbelkörper.

### Tafel XVIII.

- Fig. 11. Ein Squatinawirbel aus dem Oligocaen (Osterweddigen) von der Wirbelhöhlung aus gesehen. Natürl. Gr. *a*. Der Randsaum.
- Fig. 12. Ein mittlerer Frontalschnitt durch denselben Wirbel. Gr.  $\frac{2}{1}$ .
- Fig. 13. Stück aus dem Centrum desselben Wirbels. Gr.  $\frac{300}{1}$ . *a*. Gesteinsmasse im Chordacanal. *b*. Die hyaline Knorpelschicht. *c*. Der centrale Doppelkegel. *d*. Gefässcanal. *e*. Schicht verkalkten Knorpels. *f*. Gesteinsmasse statt hyalinen Knorpels theilweise von petrificirtem Knorpel durchsetzt.
- Fig. 14. Stück aus der Peripherie desselben Wirbels. Gr.  $\frac{300}{1}$ . *a*. Gefässcanal. *b*. Kalkkrüemellage. *c*. Concentrische Lagen durchsichtiger Gesteinsmasse (Kiesel?) an Stelle des hyalinen Knorpels. *d*. Die Spalt-räume zwischen denselben theilweise mit braunen oder schwarzen Massen gefüllt. *e*. Verkalkte Knorpellage.
- Fig. 15. Bruchfläche eines Squatinawirbels aus dem Pläner bei Strehlen (Museum Dresden). Natürl. Gr. *a*. Die verdichtete Lage an der Peripherie. *b*. Die seitliche Hervorragung.
- Fig. 16. Squatinawirbel aus der Molasse (Pfullendorf) von der Seite gesehen mit ovalen Gefässöffnungen.
- Fig. 17. Die Hälfte eines durch die Mitte gehenden Frontalschnitts durch denselben Wirbel.
- Fig. 18. Längsschnitt durch denselben Wirbel. *a*. Verdichtete periphere Lagen. *b*. Centraler Doppelkegel. *c*. Centraler Theil des Wirbels.
- Fig. 19. Runder Squatinawirbel aus dem Pläner von Strehlen von der Wirbelhöhlung aus gesehen. Natürl. Gr. *a*. Randsaum. *b*. Die concentrischen Ringe.
- Fig. 20. Vollständige Bruchfläche eines ähnlichen Wirbels aus dem Pläner. Natürl. Gr. *a*. Die concentrischen peripheren Lagen. *b*. Die radiären centralen Lagen.
- Fig. 21. Stück eines Längsschnitts durch einen ähnlichen Wirbel aus dem Pläner. Gr.  $\frac{2}{1}$ . *a*. Die centralen Lagen. *b*. Die peripheren, concentrischen verkalkten Lagen. *c*. Centraler Doppelkegel.

# Das Kopfskelet der Urodelen.

Von

**Dr. Robert Wiedersheim,**

a. o. Professor und Prosector zu Freiburg i. B.

---

Mit Tafel XIX—XXIII und 1 Holzschnitt.

## Einleitung.

Die Frage nach der Entstehung des Wirbelthierschädels war seit alter Zeit eines der Hauptprobleme der vergleichenden Anatomie und hat auch in den letzten fünfzig Jahren eine sehr verschiedene Beantwortung erfahren. Dies hatte seinen Grund in der Art und Weise der Untersuchung, die keineswegs, wie es vom heutigen Standpunct der Wissenschaft aus am natürlichsten erscheinen muss, mit den einfachsten Formen begann, sondern meistens den Säugethierschädel zum Ausgangspunct wählte. Was Wunder, wenn durch Detailbeschreibung der höchsten Typen nichts erreicht wurde, als eine massenhafte Ansammlung von todtm Material, das unverstanden in den Sammlungsschränken ruhte! Da sprang die GÖTHE-OKEN'sche »Wirbeltheorie« ins Publikum und damit war wenigstens in sofern ein Fortschritt erreicht, als man anfang, den Schädel nicht mehr als einen dem übrigen Skelet fremdartigen Theil sondern als eine modificirte resp. weiter entwickelte Wirbelsäule zu betrachten. Dieser Gesichtspunct war nun bis vor wenigen Jahren der massgebende für alle Schädeluntersuchungen, welche sich nach und nach auf eine immer grössere Anzahl von Thierformen erstreckten.

Während man aber hätte erwarten sollen, dass die »Wirbeltheorie« gerade durch die Verhältnisse der niederen Formen gestützt würde, machte man die gegentheilige Erfahrung und sah ein, dass hier vor Allem nicht allein mit den knöchernen, sondern auch mit den knorpeligen Theilen zu rechnen sei. Dieser neue Factor gelangte

durch embryologische Studien zu immer grösserer Bedeutung und immer klarer stellte es sich heraus, dass die gerade bei den höchsten Klassen am meisten in die Augen springende Aehnlichkeit des Kopfes mit Wirbelsegmenten im Sinne von GÖTTE und OKEN eine nur scheinbare, dass sie ein Trugbild sei. Man sah ein, dass mit der Morphologie des Kopfskelets noch einmal von vorn anzufangen sei und dies geschah auch durch die Arbeiten HUXLEY's und GEGENBAUR's. Durch letztere — und ich habe dabei in erster Linie diejenige über das Kopfskelet der Selachier im Auge — wurde zur Evidenz bewiesen, dass die aus dem Primordialeranium hervorgehenden Skelettheile »discrete Ossificationen eines stets continuirlichen Knorpelstücks« sind. »Sie sind angepasst an die Form jenes Knorpeleraniums und vergrössern sich entsprechend den Verhältnissen seines Wachstumes.« GEGENBAUR geht dabei von der gewiss unbestrittenen Annahme aus, dass jener Zustand als der ursprüngliche angenommen werden muss, »in welchem das Knorpeleranium ohne Ossificationen bestand.« Dieser niedere Zustand findet sich bei den Selachiern und diese sind deshalb vorzüglich geeignet, die Grundlage zu bilden, »auf welcher sich die vergleichende Anatomie des Kopfskeletes der Wirbelthiere sicherer erheben kann, als von bereits differenzirten Formen, wie es die knöchernen Cranien sind.«

Dieser Satz wurde dadurch glänzend bestätigt, dass GEGENBAUR gestützt auf die Homologisirung von Kopf- (Vagus - Gruppe) und Spinal-Nerven eine Metamerie am chordalen Abschnitt des Knorpeleranium der Selachier erschliessen konnte.

Somit war die alte Wirbeltheorie, wenn auch nicht ad integrum restituit, so doch insofern wieder zur Geltung gebracht, als wir Schädel und Wirbelsäule in morphologischer Beziehung von demselben Gesichtspunct aus aufzufassen haben.

Auf diesem Boden nun stehen wir heute und meine eigenen Untersuchungen haben hier anzuschliessen. Dabei wäre selbstverständlich in erster Linie an das Kopfskelet der übrigen Fische, vor Allem an das der Ganoiden zu denken und daran würden sich dann die Teleostier anreihen.

Mit den letzteren aber wären wir an einem Zweig des Thierstammes angelangt, von wo aus kaum Anknüpfungspuncte an höhere Typen zu gewinnen sind, weshalb wir uns nach anderen, directer zum Ziele führenden Wegen umzuschauen haben.

Diese treffen wir bei den Chimären, an welche in ungezwungener Weise die Dipnoer sich anschliessen.

Letztere besitzen aber schon manche Eigenthümlichkeiten der Amphibien, so dass ihnen von HUXLEY mit vollem Recht ein »chimäro-amphibienartiger Character« zugesprochen wird. Durch sie also werden wir zu den Urodelen geführt und diese treten uns in einer Formenreihe entgegen, deren einzelne Glieder sich grossentheils von einander ableiten, auseinander entwickeln lassen.

Gerade dieser Umstand lässt das Studium dieser Thiergruppe als ein sehr interessantes erscheinen, zumal da uns in der Wirbelthierwelt eine tiefere Einsicht in den Zusammenhang der Formen nicht allzuoft vergönnt, ja leider in sehr vielen Fällen ganz unmöglich gemacht ist.

Wie viele Zwischenformen für uns unwiederbringlich verloren sind und wie viele noch durch die Hand des Paläontologen an's Tageslicht gezogen werden, bleibt der Zukunft vorbehalten. Jedenfalls steht soviel fest, dass ein beträchtlicher Theil der jetzt lebenden Thierwelt nur die Endglieder einer unendlich grossen Reihe früher vorhandener Generationen darstellt.

In wie weit dieser Satz auch auf die Amphibien sich bezieht, wird im Lauf dieser Untersuchungen klar werden.

## Die Urodelen.

Nach der Beschaffenheit der Athmungswerkzeuge hat man diese Ordnung der Amphibien in drei grosse Abtheilungen zerfällt. Die unterste Stufe nehmen die sogenannten Perennibranchiaten ein, welche durch lebenslängliche Beibehaltung von Kiemen gewissermassen die niedrigsten Entwicklungsstadien der höheren Formen repräsentiren.

Daran reihen sich die Derotremen, welche nach Abwerfung der Kiemen zeitlebens an jeder Seite des Halses ein Kiemenloch beibehalten, somit einem höheren Entwicklungs-Stadium der dritten Gruppe entsprechen, die man mit dem Namen der Salamandriden oder Myctodera zu bezeichnen gewöhnt ist. Letztere sind in völlig ausgewachsenem Zustand reine Lungenathmer.

Will man diese auf der Beschaffenheit der Respirations-Organe basirende Eintheilung aufrecht erhalten, so geräth man in die missliche Lage, den japanesischen Riesensalamander nicht unterbringen zu können. Derselbe besitzt im ausgewachsenen Zu-



stande weder Kiemenspalten noch Kiemenbüschel und wäre in alleiniger Erwägung dieses Umstandes zu den Salamandriden zu stellen. Vergleicht man aber seine Organisation genauer mit derjenigen der Fischmolche, namentlich von *Menopoma*, so wird man gewahr, dass, wenn man bei letzterem das Kiemenloch hinwegrechnet, beide die grösste Uebereinstimmung zeigen. Ich werde dies weiter unten noch genauer zu entwickeln Gelegenheit haben.

COPE<sup>1)</sup> hat die Unzulänglichkeit dieses Eintheilungsprincipes wohl eingesehen und deshalb eine auf der Osteologie des Schädels beruhende Classificirung vorgeschlagen. Vom anatomischen Standpuncte aus kann ich letzterer in Manchem beipflichten, obgleich sie, wie dies auch von A. STRAUCH (Revision der Salamandriden-Gattungen 1870) sehr betont wird, für den Systematiker so lang zurückzuweisen ist, als andere, leichter wahrnehmbare Merkmale zur Eintheilung vorhanden sind.

Solche erkennt der Petersburger Gelehrte in der Abwesenheit oder geringen Entwicklung der Augenlider (Fischmolche incl. *Cryptobranchus japon.*) oder in der Anwesenheit derselben (sämmliche Salamandriden).

Als zweites Merkmal benützt STRAUCH die Stellung der Gaumenzähne. »Diese bilden bei den ausgewachsenen Salamandriden zwei schmale, mitunter in der Mittellinie des Gaumens vereinigte Streifen, die immer am Hinterrande der zu einem einzigen Knochen (?) verwachsenen *Ossa palatina* stehen und entweder den ganzen Hinterrand des Knochens einnehmen oder nur auf einen Theil desselben beschränkt sind, oder endlich am Innenrand zweier, nach hinten gerichteter, divergirender Fortsätze des Gaumenbeines sitzen: bei den Ichthyoiden hingegen zeigen die Gaumenzähne entweder genau dieselbe Anordnung in Haufen, welche bei den Larven der Salamandriden Norm zu sein scheint, oder aber sie stehen am Vorderrande der meist durch Naht miteinander vereinigten *Ossa palatina* und bilden einen Bogen, der in seiner Krümmung ziemlich genau demjenigen der Kieferzähne folgt; die erste dieser beiden Anordnungen, wo nämlich die Gaumenzähne büstenförmige Haufen bilden, ist im ganzen sehr selten und findet sich nur bei den (?) Arten der Gattung *Siren* L., die zweite dagegen kommt allen übrigen Fischmolchen, mit Einschluss der fossilen Gattung *Andrias* Tsch., gemeinschaftlich zu.«

<sup>1)</sup> Journ. Acad. Philadelph. 2. ser. VI.

STRAUCH hat wohl eingesehen, dass diese angeführten Unterscheidungsmerkmale nicht genügen, »sobald es sich um Larven handelt, bei denen die Augenlider, ähnlich wie bei manchen Fischmolchen, eine kreisförmige Falte darstellen, während die Gaumenzähne eine büstenförmige Anordnung zeigen.«

Als drittes Merkmal wird von STRAUCH die Organisation des Zungenbein-Kiemenbogen-Apparates herbeigezogen, worauf ich mich aber jetzt nicht näher einlassen und dabei lieber auf diese Untersuchungen verweisen will.

STRAUCH hat es für nothwendig erachtet, sowohl die Abtheilung der Ichthyoidea, als die der Salamandriden noch einmal in zwei Tribus zu zerfallen, wobei er für die ersteren den Besitz von äusserlich sichtbaren resp. inneren Kiemen, für die letzteren die Anordnung der Gaumenzähne der Länge (*μῆκος*) oder der Quere und schrägen Richtung (*λέξις*) nach massgebend sein liess. Ich will diese Eintheilung hier folgen lassen und dabei immer diejenigen Gattungen, deren Vertreter mir entweder insgesamt, oder doch theilweise zur Untersuchung vorlagen, mit einem Sternchen bezeichnen.

## A. Ichthyoidea.

### I. Phanerobranchiata.

Siren\*.

Menobranchus\*.

Proteus\*.

### II. Cryptobranchiata.

Amphiuma\*.

Menopoma\*.

Cryptobranchus\*.

## B. Salamandrida.

### I. Mecodonta.

Salamandra\*.

Pleurodeles\*.

Bradybates.

Triton\*.

Chioglossa\*.

Salamandrina\*.

**II. Lechriodonta.**

Ellipsoglossa\*.

Isodactylum\*.

Onychodactylus.

Amblystoma (Axolotl)\*.

Ranodon\*.

Dicamptodon.

Plethodon\*.

Desmognathus\*.

Anaides\*.

Hemidactylum.

Heredia.

Spelerpes\*.

Batrachoseps\*.

Wie vorstehende Tabelle zeigt, habe ich den Axolotl ohne Weiteres zu den Amblystomen gestellt und ihn somit aus der Reihe der Ichthyoiden gestrichen. Derselbe ist bereits von CUVIER, BAIRD, GRAY und DUMÉRIL für eine Amblystomen-Larve erklärt worden und auch STRAUCH scheint sich dieser Auffassung zuzuneigen. Während man sich nun bis in die allerneueste Zeit mit der einfachen und absolut unerklärten Thatsache der Umwandlung abzufinden hatte, hat WEISMANN (Ueber die Umwandlung des mexikanischen Axolotl in ein Amblystoma Z. f. w. Z. XXV. Suppl. B.) gezeigt, wie jene überhaupt zu denken sei. Für die Art seiner scharfsinnigen Auffassung sprechen zahlreiche von mir durch das Studium der Anatomie des Schädels gewonnene Thatsachen, die an der betreffenden Stelle ihre Erledigung finden werden.

Was die geographische Verbreitung der Urodelen anbelangt, so sind sie nach der übereinstimmenden Aussage von JÄGER und STRAUCH ausschliesslich auf die nördlich vom Aequator gelegenen Gegenden beschränkt, kommen jedoch der östlichen wie der westlichen Hemisphäre in gleicher Weise zu. Ueber die Polargrenze ihres Verbreitungsbezirkes lässt sich bis dato nichts sicheres bestimmen, dagegen weiss man, dass sie auf der östlichen Halbkugel bis etwa zum 36° n. B. (Norden von Algier) und falls die Fundortsangabe

von *Amblystoma persimile* sich als richtig erweisen sollte, bis zum 15° n. B. (Siam), auf der westlichen dagegen bis zum 5° n. B. (Neu-Granada) gegen den Aequator vordringen. STRAUCH, dem ich diese Notizen entnehme, knüpft daran folgende Bemerkung:

»Dieser allerdings noch sehr mangelhaft umgrenzte Verbreitungsbezirk der Molche, der den grössten Theil der auf der nördlichen Hemisphäre vorhandenen Ländermasse umfasst und im Süden grösstentheils durch Meere oder durch wasserlose Wüsten natürlich begrenzt wird, entpricht zweien von den sechs gegenwärtig allgemein angenommenen Faunengebieten, nämlich dem paläoarktischen und dem neoarktischen und lässt sich bei alleiniger Berücksichtigung der Salamandriden in vier scharf geschiedene und durch das Vorkommen von eigenthümlichen Arten characterisirte Bezirke eintheilen, von denen je 2 auf jedes der beiden genannten Faunengebiete entfallen. Die beiden Bezirke des paläoarktischen Gebietes werden durch die aralo-kaspischen Steppen von einander geschieden, und zwar ist die Scheidung eine sehr vollkommene, indem beide so getrennten Bezirke nicht blos keine einzige gemeinschaftliche Species besitzen, sondern auch durch das Auftreten von völlig verschiedenen Gattungen ausgezeichnet sind; die Grenzscheide zwischen den beiden Bezirken des neoarktischen Gebietes hingegen wird vom Felsengebirge gebildet und ist bei Weitem nicht so vollständig, denn erstens kennt man zur Zeit bereits eine Art, *Amblystoma mavortium*, welche das Grenzgebirge überschreitet und sowohl im westlichen, als auch im östlichen Bezirke vorkommt, und zweitens sind die sieben für dieses Faunengebiet charakteristischen Genera in ihren Arten nicht, wie auf der östlichen Halbkugel, auf einen der beiden Bezirke beschränkt, sondern drei unter ihnen besitzen zu beiden Seiten des Felsengebirges Repräsentanten«.

STRAUCH bezeichnet diese vier Bezirke mit dem Namen des circummediterranen, des asiatischen, des pacifischen und des atlantischen.

Endlich noch ein Wort über die fossilen Formen der Urodelen:

Wenn man absieht von den paläozoischen Ganocephalen, so findet man nach einer an mich gerichteten, freundlichen Mittheilung Prof. ZITTEL's und RÜTIMEYER's, eine vollständige Zusammenstellung der bis zum Jahr 1860 bekannten fossilen Urodelen in der Paläontographica Vol. XII von H. v. MEYER. Es handelt sich im Ganzen um sechs mehr oder weniger deutlich getrennte Gattungen, die theils



den Ichthyoidea theils den Salamandriden angehört zu haben scheinen. Sie stammen aus dem Mergel von Oeningen, aus der Braunkohle des Niederrheines, aus dem Basalt-Tuff, der Braunkohle und dem Halb-Opal von Böhmen. Alle ohne Ausnahme gehören der Molasse- oder Miocen-Zeit an und H. v. MEYER fügt die Bemerkung bei: »Aelter als tertiär sind die Batrachier überhaupt nicht.«

Dieser Satz hat sich nach neueren Untersuchungen nicht bestätigt, was um so weniger befremdet, wenn man die niedere Organisationsstufe in Betracht zieht. In dem Bulletin de la société géolog. de France 3. série t. III. p. 299 theilt A. GAUDRY mit, dass ihm Batrachier aus der »oberen Schicht der primären Formation«<sup>1)</sup> eingeschickt worden seien, welche ihrer ganzen Organisation nach »diminuent la distance, qui nous semblait séparer les Urodèles d'avec les Anoures«.

Ich werde dieser Entdeckung ihrer eminenten Bedeutung wegen später noch ein besonderes Capitel widmen; für jetzt soll es genügen, nur auf das Vorkommen von Urodelen in geologisch so alten Formationen hingewiesen zu haben. Dieser in Frankreich (Saône-et-Loire, und Millery bei Autun) gemachte Fund ist, wie aus der allerneuesten Zeit berichtet wird, nicht vereinzelt geblieben. So erfahre ich durch SANDBERGER und ZITTEL, dass derselbe Batrachier in Thüringen (in der Dyas) »massenhaft« gefunden werde. GAUDRY vermuthet, dass auch der in den Oelschiefern des Ohio (Wyman) vorkommende Raniceps (Pelion) Lyelli zu derselben Gattung zu rechnen sei.

Somit lägen Spuren von Urodelen vor aus der Dyas von Frankreich, Deutschland und Amerika. Es wäre für mich von hohem Interesse gewesen, die von Tag zu Tag sich in erstaunlicher Weise mehrenden Reste der Vorzeit Amerikas gerade auf Urodelen hin näher prüfen zu können, es mangelte mir aber die zugehörige Literatur z. B. COPE's Synopsis und andere Sammelwerke.

Ich glaubte, bei dieser kurzen paläontologischen Betrachtung ganz absehen zu dürfen von den für diese Erdschichten charakteristischen Ganocephalen, da letztere, wenn ihre Urodelen-Natur überhaupt sicher feststeht, immerhin noch durch eine ungeheure Kluft von den jetzt lebenden Formen getrennt sind. Jedenfalls sind sie meiner Meinung nach im Sinne einer fortlaufenden Reihe, deren Glieder sich auseinander entwickeln liessen, nicht zu verwenden.

<sup>1)</sup> Genau genommen stammen sie aus dem »Unteren Rothliegenden«, wie mir SANDBERGER berichtet.

## I. Vom Cranium.

### Entwicklungsgeschichte.

#### Allgemeiner Grundplan und Ossification.

Ich habe hierüber wenig eigene Studien angestellt und was ich zu geben vermag, betrifft nur einige Formen der Salamandriden. Bedenkt man aber, dass der dem Schädel derselben zu Grund liegende Organisationsplan im Wesentlichen derselbe ist, wie er auch den Cryptobranchiaten zukommt, so lassen sich die gewonnenen Resultate mit vieler Wahrscheinlichkeit auch auf letztere anwenden. Somit blieben die Phanerobranchiaten davon ausgeschlossen, über deren Entwicklungsgeschichte noch gar keine Erfahrungen vorliegen. Es ist dies um so mehr zu bedauern, als der Schädel derselben, namentlich in der Naso-ethmoidal-Gegend in sehr beträchtlicher Weise von den beiden andern Haupttypen abweicht und in jeder Beziehung eine viel niedrigere Stellung beansprucht, als jene. Eine genaue Entwicklungsgeschichte dieser Molche müsste — so viel kann man jetzt schon mit Sicherheit behaupten — die werthvollsten Thatsachen liefern und eine in phylogenetischer Beziehung sehr fühlbare Lücke vielleicht ausfüllen können.

Nachdem der Schädel aus der sogenannten Kopfbeuge mit seiner Längsaxe in die horizontale Stellung übergegangen ist, sieht man die nur eine kurze Strecke im hintersten Schädelabschnitt verlaufende Chorda auf beiden Seiten von Knorpelstreifen umgeben. Diese wachsen dorsal- und ventralwärts über sie zusammen und bilden dadurch eine annähernd rechteckige, vorne halbmondförmig ausgeschnittene hyaline Basalplatte (Parachordal-Elemente: PARKER, HUXLEY) (»Hüllmassen« RATHKE's). Seitlich davon liegen die bereits deutlich entwickelten Gehörbläschen, die noch keinen Knorpelüberzug besitzen und zu der Basalplatte in rein appositionellem Verhältniss stehen (Paraneural-Elemente: PARKER).

In der Vorwärtsverlängerung der beiden seitlichen Hörner des oben erwähnten ausgeschnittenen Vorderrandes erstrecken sich zwei in der Sagittal-Axe verlaufende Knorpelzüge, welche vor der Gegend der späteren Lamina cribrosa von beiden Seiten zusammenfließen.

Sie erzeugen dadurch eine mit der Concavität dem Vorderrand der Basal-Platte entgegenschauende hyaline Leiste, welche sich nach vorn in eine horizontal liegende Knorpelplatte fortsetzt.

Damit ist die Grundanlage, wenn ich so sagen darf, das Gerippe des Urodelenschädels gegeben und wir können jetzt schon an letzterem drei Hauptbezirke unterscheiden:

- 1) einen durch die Basalplatte repräsentirten, occipitalen,
- 2) einen davon ausgehenden trabekularen, oder orbitalen,
- 3) einen durch die Concrescenz der Trabekeln zu einer Platte erzeugten ethmoidalen.

An keiner Stelle dieses continuirlich fortlaufenden Knorpelgerüsts ist ein Zerfall in Metameren im Sinne einer Columna vertebralis zu bemerken.

An der Grenze des Ueberganges vom occipitalen in den orbitalen Abschnitt stossen wir auf das primordiale Suspensorium des Unterkiefers, welches in seiner weiteren Entwicklung drei Fortsätze unterscheiden lässt: 1) einen nach rückwärts schauenden, für die Anlagerung des Hyoid-Bogens, 2) einen nach vorn und einwärts am Grund der Orbita gelegenen (Processus pterygo-palatinus) und endlich 3) einen zu demjenigen Theil des Trabekels sich erstreckenden Knorpelfaden, welchen man mit dem Namen des Alisphenoids zu bezeichnen gewohnt ist.

Die anfangs sehr niedrigen Trabekel erheben sich mehr und mehr und erzeugen vorn im Verein mit ihrem sich gleichfalls erhebenden zusammengeflossenen Abschnitt eine nischenartige Vertiefung für das Vorderhirn, oder anders ausgedrückt: die erste Anlage einer hyalinen Lamina cribrosa.

Zu gleicher Zeit wuchert auch die Ethmoidalplatte zum eigentlichen Septum nasale empor und bildet nach vorn zu, mehr oder weniger eingekerbt, das knorpelige Widerlager des Zwischenkiefers. Ebenso wachsen davon aus die das Cavum nasale bald vollkommen bald nur theilweise umschliessenden häutig-hyalinen Nasenkapseln sammt dem die Choanen von rückwärts her begrenzenden Antorbitalfortsatz. Endlich wäre noch ein, bei gewissen Arten wenigstens zu beobachtendes Rückwärtswachsen der hintersten äussersten Ecke des Nasensackes zu notiren.

Diese von hier auswachsende Spange ist am besten als Oberkieferfortsatz zu bezeichnen.

Auch bei Anuren entwickelt sich der Oberkieferknorpel vom Nasengerüste aus, wird aber nach den Untersuchungen von GÖTTE (Entwicklungsgeschichte der Unke 1875) im weiteren Verlauf der Entwicklung atrophisch und verschwindet endlich ganz, um dem mit

dem Antorbital - Fortsatz innig verschmolzenen Gaumenflügelknorpel Platz zu machen.

Sehr auffallend und zu der oben geschilderten Entwicklung des Urodelenschädels im Gegensatz stehend erscheint die von BORN constatirte, von den Trabekeln unabhängige Entstehung der Nasenknorpel bei der Knoblauchkröte. Er sagt in seinem Aufsatz über die Nasenhöhlen etc. (Morph. Jahrb. II): »Die Nasenhöhlen liegen anfänglich nach aussen von den Trabekeln; ihre Knorpel entstehen ganz unabhängig von denselben; das Septum ist eine sehr späte und sehr complicirte Bildung, die dadurch zu Stande kommt, dass bis zum Vorderrande der Choane die Trabekel von den Knorpeln der Nase überwachsen, durch die sich ausdehnenden Höhlen nach unten verdrängt und dann resorbirt werden, während zugleich die frühere Decke der Nasenhöhlen aufgerichtet und zu einem Theile der Scheidewand umgewandelt wird, welche sich im übrigen hinten aus den erhaltenen Theilen der Trabekel, vorn durch Verknorpelung des intertrabeculären Schleimgewebes bildet. Beim Frosch liegen dagegen die Nasenhöhlen von vornherein über den Trabekeln«. Letztere liefern das Septum, welches sich erst secundär mit den Eigenknorpeln der Nasenhöhle verbindet.

Diese Thatsache hat auch GÖTTE (l. c.) ausdrücklich hervorgehoben.

Ich lasse hier, um den nur in kurzen Zügen entwickelten Grundplan des Molch-Schädels zu illustriren, eine rein schematische Zeichnung folgen und gehe zur Betrachtung der knöchernen Bestandtheile über.

So, wie wir den Primordial-Schädel verlassen haben, bot er ungefähr das Aussehen eines oben und unten offenen Kannes, der nach hinten in eine einfache horizontale, von der Chorda durchsetzte Lamelle auslief, während die Vorder- und Seitenwände durch die Trabecularia gegeben waren. Die occipitale Basalplatte tritt nun mit ihren beiden Seitentheilen sowohl, als mit ihrem vorderen Uebergangsabschnitt in immer nähere Verbindung mit der einstweilen selbständig entstandenen hyalinen Gehörkapsel und fliesst schliesslich vollkommen mit ihr zusammen.

Beide Labyrinth-Hälften werden oben durch eine mehr oder weniger breit ausfallende Knorpelcommissur (Occipitale superius der Autoren) vereinigt. Dadurch sind die Grenzen für das Hinterhauptslöcher gegeben und wenn wir bei dem oben gebrauchten Vergleich stehen bleiben wollen, so communicirt jetzt das Schiff nach rück-



wärts durch eine einzige (Foramen occip.) und nach vorwärts durch zwei Oeffnungen (Foramina olfact.).

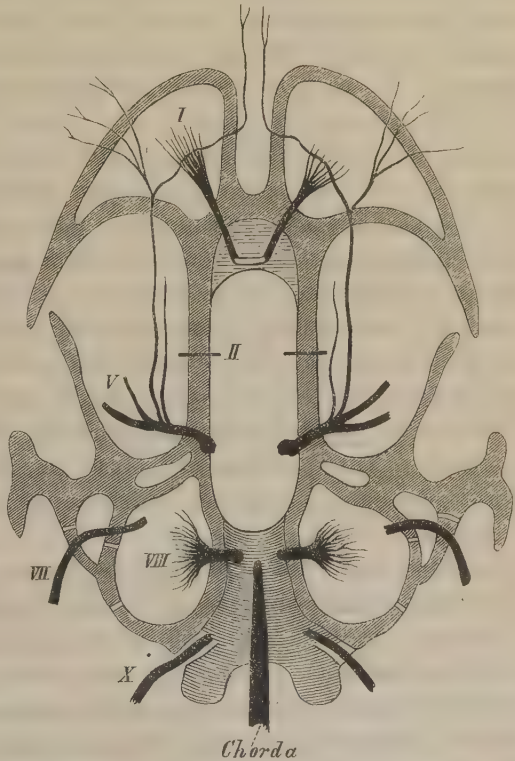
Die grosse, auf dem Boden klaffende Lücke wird nun durch eine ziemlich früh auftretende dünne Knochenlamelle, das Parasphenoid abgeschlossen und von oben her dienen die sich entwickelnden Frontalia und Parietalia zum Verschluss des Cavum cranii. Weitere Deckknochen entwickeln sich in der Schnauzengegend. Es sind dies die Praemaxillaria, an welche sich erst sehr spät von aussen her die Oberkieferbeine anschliessen. Am Boden der Nasenkapseln ist noch früher entstanden der Vomer, und in seiner Rückwärtsverlängerung treffen wir das bis zum Suspensorium reichende

Pterygopalatinum. Endlich wäre in der Reihe der Deckknochen noch zu gedenken des Praefrontale, des Nasale und des das Suspensorium schuppenartig von aussen deckenden Tympanicum oder Squamosum.

Auf die HERTWIG'sche Theorie über die Entstehung der Schädelknochen komme ich später zu sprechen.

Alle diese von mir als »Deckknochen« des Schädels beschriebenen Gebilde entwickeln sich ohne Beeinflussung der unter ihnen liegenden hyalinen Bezirke des Primordialschädels und ohne festere Verbindung mit demselben; sie sind in gewissem Sinne als Lückenbüsser desselben zu betrachten, wenn dies auch keineswegs für alle Fälle

Fig. 1.



seine Geltung hat. Sie stehen dadurch im Gegensatz zu einem andern Knochensystem, welches sich entweder auf einer oder auf beiden Seiten des die Trabekel und die knorpeligen Gehörblasen umhüllenden Perichondrium's entwickelt. Nie sah ich im Innern dieser Knorpelmassen Kalksalze primär auftreten, sondern immer ging die Ossification wie eben erwähnt, von der Peripherie aus, wobei der innen liegende Knorpel immer mehr reducirt, gewissermassen todt strangulirt wurde, bis er sich schliesslich vollständig verflüssigte, in Fett umwandelte und in dieser Form resorbirt wurde. Dann blieben lufthohle Räume zurück, in die das Knochengewebe einrückte und sie mehr oder weniger ausfüllte.

Es ist dies somit ein rein peri- oder ectochondrostotischer Verknöcherungsprocess, gewissermassen eine Weiterbildung der einfachen Deckknochen-Entwicklung resp. ein Uebergang von der secundären zur primären Knochenbildung, wie er von GEGENBAUR und A. J. VROLIK am Teleostier-Schädel zur Genüge an's Licht gezogen worden ist. So sagt ersterer: »Die ganze Erscheinung der Differenzirung des knöchernen Schädels wäre somit auf eine Anpassung der perichondralen Ossification an die vom knorpeligen Cranium gegebene Unterlage zurückzuführen«.

Wenn nun VROLIK durch seine Studien am Teleostierschädel zu dem Fundamentalsatz gelangt: dass der perichondrostotische Zustand stets dem enchondrostotischen vorhergeht, so gibt uns das oben geschilderte und von mir an sämtlichen untersuchten Urodelenschädeln constatirte Verhalten einen deutlichen Wink für die phyletische Stellung der geschwänzten Amphibien gegenüber den Teleostiern, resp. den Plagiostomen. Mit andern Worten: die Thatsache, dass bei manchen Knochenfischen (z. B. beim Salm) im ausgewachsenen Zustand des Schädels ausnahmslos vollständig enchondrostotische Knochen sich finden, während sich bei einer ganzen Reihe von Urodelen der perichondrostotische Zustand zeitlebens erhält, diese Thatsache, sage ich, weist den geschwänzten Amphibien in skeletogener Beziehung eine deutliche Mittelstellung zwischen den beiden Hauptklassen der Fische an und stellt sie nicht, wie die alte Anatomie wollte, an das Ende der einen Abtheilung derselben, nämlich der Knochenfische.

Einen der Hauptstützpunkte dieses Satzes werde ich bei der Alisphenoidgegend geltend zu machen haben; jetzt darüber nur so viel,

dass diese Schädelregion bei den Teleostiern sehr spät verknöchert.

Andererseits zeigt uns das Verhalten der Plagiostomen sowohl wie das mancher Knochenfische, dass auch die Urodelen sich aus Formen heraus entwickelt haben müssen, welche ein ganz knorpeliges Schädeldach und einen ganz knorpeligen Schädelboden besessen haben werden, wo also die beiden phyletisch sehr alten Frontalia und das Parasphenoideum in ungleich lockererer Verbindung mit dem Schädelgehäuse gestanden haben, als wir dies jetzt beobachten.

Dass diese Formen in der Entwicklungsreihe der Thiere weit zurückliegen, beweist uns der Umstand, dass die postulierte Ausdehnung des Knorpelcraniums sich in der Ontogenese des Salamandriden-Schädels nicht mehr geltend macht. Sehr wahrscheinlich kann hier die Entwicklungsgeschichte der Phanerobranchiaten und vielleicht auch der Cryptobranchiaten werthvolle Ergänzungen liefern.

Während wir nach dem oben Mitgetheilten den Satz aussprechen konnten, dass die Verknöcherung der Trabekular- und Petroso-occipital-Region auf perichondrostotischem Wege erfolgt, macht hiervon ein einziger Schädelbezirk eine Ausnahme. Ich meine denjenigen Theil des Kiefersuspensoriums, den wir mit *Quadratum* bezeichnen. Hier sehen wir (beim Axolotl wenigstens) nämlich primär einen Ossificationspunct endochondral auftreten, was nicht befremden wird, wenn ich bei gleichzeitiger Erinnerung an die Abkunft des Suspensoriums vom Kiemenskelet behaupten kann, dass die Verknöcherung des letzteren bei allen von mir untersuchten Urodelen (ich habe in dieser Beziehung auch unsere einheimischen Tritonen im Auge) überhaupt auf enchondrostotischem Wege zu Stande kommt. Somit könnte man dem Visceralskelet auch in dieser Beziehung (enchondrostotische Verknöcherung ist ein erworbener Zustand) ein höheres Alter, als dem Cranium vindiciren!

## II. Vom Visceralskelet.

Die Pleuralelemente HUXLEY's componiren sich aus einem System von sechs hyalinen Spangen, von denen die vorderste mit ihrem oberen Abschnitte ursprünglich zum Suspensorium des Unterkiefers, mit ihrem unteren zum Mandibulare wird. Letztere wird dann fernerhin von Belegknochen umgeben, die uns später beschäftigen werden.

Die zunächst nach rückwärts liegende Spange gliedert sich ebenfalls in zwei Abschnitte, von denen ich nach dem Vorgange der englischen Autoren, den oberen, zur Aussenseite der Labyrinthgegend sich aufkrümmenden mit *Keratohyale*, und den unteren im Boden der Mundhöhle eingebetteten mit *Hypohyale* bezeichnen will. Die Hälften beider Seiten, worin wir die Hyoidhörner zu erkennen haben, werden durch kurzes, straffes Bindegewebe in der Mittellinie vereinigt. Ueber das in der vergleichenden Anatomie so vielfach discutierte Schicksal des oberen Endes vom Hyoidhorn resp. seine Beziehungen zur *Fenestra ovalis* will ich mich für jetzt noch nicht näher aussprechen, da ich diesen Verhältnissen ein besonderes Capitel zu widmen gedenke.

Nach rückwärts vom Zungenbeinhorn liegen noch vier weitere mit zahnartigen Schleimhautpapillen besetzte Spangen, welche von vorn nach hinten stetig an Grösse abnehmen. Die zwei vorderen bestehen aus einem ventralen (*Keratobranchiale* I u. II) und einem dorsalen, oder vielmehr seitlich gelegenen Abschnitt (*Epibranchiale* I und II), während die beiden hinteren (*Epibranchiale* III und IV) nur den letzteren besitzen. Eine Ausnahme davon macht *Menopoma*, worüber später Ausführlicheres.

Diese vier hinteren Bogen liegen in der seitlichen Schlundwand eingebettet und die drei ersten, also *Epibranchiale* I—III tragen an ihrem lateralen Ende die büschelförmigen äusseren Kiemen. Das vierte *Epibranchiale* schliesst sich mit seinem lateralen Ende enge an seinen Vorgänger an, besitzt einen rudimentären Character und trägt keine äusseren Kiemen mehr.

Die Bogensysteme beider Seiten werden zum Theil in der Mittellinie durch eine hyaline Commissur vereinigt, zum Theil bleiben sie unverbunden in der Schleimhaut liegen. Ersteres gilt für das Hyoideum und den ersten und zweiten Visceralbogen im engeren Sinne; letzteres betrifft das *Epibranchiale* III und IV. Die knorpelige Commissur besteht nur aus einem einzigen, ungegliederten Stück dem *Basibranchiale* I; es läuft nach hinten in einen sehr früh verknöchernden, gabelig sich theilenden Stiel aus, der von den Engländern *Basibranchiale* II genannt wird, obgleich er in frühen Embryonalstadien kein abgegliedertes individualisirtes Stück darstellt. Seine Loslösung von dem vorderen Abschnitt ist ein secundärer Vorgang.

Aus diesem sehr einfachen Verhalten des Copular-Apparates, den wir uns ursprünglich aus einer den Visceralbögen entspre-



chenden Anzahl von Einzelstücken entstanden denken müssen, geht deutlich hervor, wie gross die Reihe von Generationen gewesen sein muss, welche die in der Grundanlage des Cranium im engeren Sinn so viel Aehnlichkeit bietenden Plagiostomen von den Urodelen trennt. Dass diese Differenz gerade den Zungenbein-Apparat betrifft, kann in Erwägung der functionellen Beziehungen desselben nicht befremden. Haben mir doch meine Studien gerade hierin eine Mannigfaltigkeit der Formen in der Amphibienwelt selbst aufgedeckt, wie man sie in ein und derselben Thierklasse kaum für möglich halten sollte; immer fanden sich dabei die wichtigsten, die Muskulatur und dadurch den ganzen Schleudermechanismus betreffenden correlativen Aenderungen.

Alle diese sind in letzter Instanz von äusseren Einflüssen, von der Art der Nahrungsaufnahme etc. abhängig und zeigen gerade durch die wahrhaft verschwenderische Differenzirung, welchem Wechsel der, wie es scheint, bei allen 'Urodelen ursprünglich ziemlich gleichmässig angelegte, in obiger Weise geschilderte Apparat unterliegen kann.

Die zwischen Mandibular- und Hyoidbogen gelegene Spalte wird bei den höheren Wirbelthieren zum tympano-eustachialen Durchgang, ein Verhalten, das, wie ich später zeigen will, bei gewissen Urodelen schon vorbereitet ist.

### III. Die Kopfnerven.

Wie wichtig ihr Studium für die ganze Schädel-Organisation überhaupt ist, haben die obgenannten Untersuchungen GEGENBAUR's über das Kopfskelet der Selachier zur Genüge bewiesen. Es war daher selbstverständlich, dass sie auch in den Bereich dieser Untersuchungen zu ziehen waren und ich gebe hier ihre Vertheilung am Urodelschädel, speciell an *Siredon piscif.* in den allgemeinsten Zügen, wobei ich auf den schematischen Holzschnitt auf pag. 363 verweise.

Da wo die knorpeligen Nasenkapseln von den in der Mitte zusammenstossenden Trabekeln entspringen, sind jene vom Olfactorius durchbohrt.

Weiter nach rückwärts an der seitlichen Schädelwand (Orbitosphenoid) treten, von vorn nach hinten gerechnet, folgende Nerven aus: Trochlearis, Opticus und Abducens. Darauf folgt das

Foramen für den Quintus an der Stelle, wo das sogenannte Alisphenoid in die prootische Region umbiegt.

Der Facialis aus einer Wurzel mit dem in's Labyrinth gelangenden Acusticus entspringend tritt zwischen der medialen Circumferenz des Quadratknorpels und der seitlichen Labyrinthwand zu Tage, wobei er mit dem Opercularband (siehe unten) in Berührung tritt. Der Vagus endlich, verbunden mit dem Glossopharyngeus<sup>1)</sup> verlässt den Schädel durch eine grosse Oeffnung auswärts von den Condylis occipitales.

Ich brauche wohl kaum an das für die ganze Wirbelthierwelt typische Verhalten zu erinnern, dass zwischen Triginus- und Vagus-Austritt die Gehörkapsel zu liegen kommt.

Der Hypoglossus wird durch den ersten und zweiten Spinalnerven gebildet.

Ich gehe nun zur speciellen Beschreibung der anatomischen Verhältnisse des Urodelenschädels über und zwar beginne ich mit der Abtheilung der Phanerobranchiaten als jener Gruppe, in der uns die primitivsten und somit einfachsten Formen begegnen. Nachdem ich die einzelnen Arten und Genera durchgesprochen, werde ich versuchen, die sich mir ergebenden Resultate unter einem einheitlichen Gesichtspunct zusammenzufassen, um daran endlich allgemeine Reflexionen anzuknüpfen.

Wenn ich dabei durchweg den Schädel in drei gesonderte Bezirke, nämlich in einen petroso-occipitalen, einen orbitalen und endlich einen ethmoidalen zerfalle, so folge ich einfach einem durch den Gang der Entwicklungsgeschichte vorgezeichneten Princip.

## Specieller Theil.

### A. Phanerobranchiata.

#### 1) *Siren lacertina*.

Die Seltenheit des Thieres in den europäischen Sammlungen war wohl die Veranlassung, dass sich mit der Anatomie des Schädels

<sup>1)</sup> Nur bei *Siren lacertina* findet sich eine besondere Oeffnung für den Glossopharyngeus.

nur ein einziger Forscher, nämlich CUVIER (*Recherches sur les ossements fossiles* t. X), etwas eingehender beschäftigt hat. Doch lässt auch seine Beschreibung, namentlich rücksichtlich des Chondrocranium Manches zu wünschen übrig und so dürfte eine wiederholte Bearbeitung dieses Gegenstandes wohl am Platze sein. Leider hat mir nur ein einziges Exemplar zur Verfügung gestanden und diesem Umstand ist es auch zuzuschreiben, dass ich über einzelne Punkte nicht so, wie ich es wünschte, in's Klare gekommen bin.

#### a) Pars ossea cranii.

Die Ossa petroso-occipitalia sind zwei starke, das hintere Dritttheil des Schädelraumes von oben, von der Seite, und von unten mehr oder weniger vollständig umschliessende Knochenbezirke, woran man demgemäss drei Flächen unterscheiden kann. Davon ist die obere (Fig. 11 *Pet*) weitaus die grösste und besitzt einen medianwärts tief ausgeschweiften und einen äusseren nur sanft eingebauchten Rand. Ersterer wird vom Parietale überlagert, während sich an letzteren der obere Rand des Squamosum *Tp* anlegt. Unter dem hintersten Ende der Parietalnath stossen beide Knochenhälften mit breitem Rande zusammen, und zwar vorn direct, nach hinten mittelst einer dreieckigen Cartilago supra occipitalis (Fig. 11 *Os*). Eine bogig geschwungene, von aussen und hinten bis zur höchsten Höhe emporlaufende Muskelleiste trennt beide Abschnitte von einander. Vor *Os* auf Fig. 11.

Nach vorn kann man auf der Oberfläche des Knochens noch einen Rand unterscheiden, der uns wegen eines dort vorstehenden, dornartigen Fortsatzes beim Primordialschädel noch einmal beschäftigen wird. Der hinterste, äusserste Winkel der Oberfläche des Petroso-occipitale ist messerartig zugeschärft (Fig. 12 *Pet*<sup>2</sup>) und trägt auf seiner obersten Spitze (Fig. 11 und 18†) eine knopfartige Vorragung, die sehr leicht von ihrer Unterlage abgeht, so dass ich beinahe geneigt bin, hierin ein Gebilde sui generis zu erblicken. Wohin es morphologisch zu stellen, und ob vielleicht an das Intercalare der Teleostier zu denken ist, wage ich nicht zu entscheiden; jedenfalls ist das Knochenstückchen einer erneuten Untersuchung werth.

Was die äussere Fläche des Petroso-occipitale betrifft, so ist dieselbe durch eine scharfe Kante von der oberen abgesetzt. Am meisten in die Augen springend ist die an der Grenze zwischen der Aussen- und Unterfläche des Knochens liegende enorme Oeffnung.

welche der, allerdings durch eingelagerte Knorpelsubstanz in ihrer Grösse etwas reducirten Fenestra ovalis entspricht. Die Lücke setzt sich am macerirten Schädel unter plötzlicher Verjüngung auf die ganze Unterfläche des Petrosum fort und zerfällt diese dadurch in ein vorderes und hinteres Stück Fig. 12 *Pet, Pet''*.

Dieser Zerfall der knöchernen Gehörkapsel in eine vordere und hintere Abtheilung wird uns bei einer ganzen Reihe von Urodelen wieder begegnen, doch zeigt sich bei letzteren das ganze Petrosum, also auch seine Oberfläche quer durchgeschnürt. Die auf Fig. 12 mit *Pet* bezeichnete vordere Abtheilung war durch eine Naht von demjenigen Bezirke der Unterfläche des Petrosum gesondert, welcher das Facialis- (*Fac*) vom Trigeminusloch (*Tg*) trennt. Ich habe dies Verhalten ausserdem sonst nirgends in der Urodelen-Welt beobachtet. Ebenso war das mit *Pet''* bezeichnete Stück von dem anstossenden Abschnitte des Petroso-occipitale abhebbar. Ich möchte diese auf bestimmte Ossificationscentren hinweisende und unter den HUXLEY'schen Otica nicht unterzubringende Bildungen anderen Untersuchern sehr zur Beachtung empfehlen; sie lassen sich ohne Quer- und Längsschnitte, wozu mir leider das Material fehlte, nicht genauer studiren.

Die Unterfläche der Petroso-occipitalia stösst in der Mittellinie nicht zusammen, sondern wird durch eine breite Knorpelmasse getrennt, wovon ich beim Knorpelschädel handeln will. Alle diese Details, die ich an diesem Theil des Knochens beschrieben habe, lassen sich erst erkennen, wenn man das dieselben von unten bedeckende Parasphenoid bis zur Medianebene absprengt, wie es auf der Fig. 12 geschehen ist.

An jenem Theile des Petrosum, welcher der prootischen Region entspricht, und an welche sich derjenige Abschnitt der hyalinen Schädelbalken anschliesst, welcher mit *Ala magna* bezeichnet zu werden pflegt, lassen sich zwei stark prominirende Knochenzapfen unterscheiden. Der eine liegt tief unten in der Ebene des Parasphenoids, der andere weiter oben an der äussersten, vordersten Kante der Regio prootica. Beide sind durch einen tief nach hinten einspringenden Ausschnitt von einander getrennt und werden im Hintergrund desselben durch einen knöchernen Pfeiler verbunden, welcher nach vorn das Trigeminus-, nach hinten das Facialisloch begrenzt. Der obere wie der untere Knochenzapfen ist von einer Knorpelkappe überzogen und beide articuliren mit der doppelten Wurzel des Suspensorium.



Endlich habe ich noch eine tiefe Bucht zu erwähnen, welche sich am hinteren Umfang des Knochens findet und wodurch das Occipitale laterale scharf von der opisthotischen Region des Petrosom abgesetzt wird; in ihrer Tiefe mündet das grosse Vagusloch.

Die Scheitelbeine sind von solcher Länge, dass sie an der Herstellung aller drei Schädelregionen participiren. Man kann an ihnen drei Fortsätze unterscheiden, wovon sich einer Fig. 11 rückwärts von *P* auf die Oberfläche des Petrosom hinstreckt, während die beiden andern *Pr'* und *Pr*<sup>3</sup> gegen das im Verhältniss zum Parietale nur klein entwickelte Frontale hin gerichtet sind. Der erstere davon läuft ähnlich wie bei andern Phanerobranchiaten schwertförmig sich verjüngend bis über eine Querlinie nach vorn, welche die beiden Foramina olfactoria mit einander verbindet, der zweite *Pr*<sup>3</sup> ist an seinem Vorderrand tief eingeschnitten und in den dadurch entstehenden Falz ist die hintere Circumferenz des Frontale eingelassen, ein Verhalten, das ich sonst nirgends zwischen Stirn und Scheitelbein beobachtet habe. Der hintere Rand der Parietalia ist, wie die Fig. 11 es zeigt, ausgeschweift und trägt eine auf der Abbildung nicht gut wiedergegebene Muskelleiste; das Occipitale superius tritt dahinter in einer für Urodelen sehr ungewöhnlichen Weise breit hervor.

Die Stirnbeine laufen unter immerwährender Dickenzunahme sehr weit nach vorn, allwo sie mit zwei von der Praemaxillargegend herkommenden Knochenlamellen durch dicht verfilztes Bindegewebe sehr fest verlöthet sind. An diesem ihrem Vorderrand sind sie in der Richtung von vorn und innen nach hinten und aussen abgeschrägt, wodurch sie ein schnabelartiges Aussehen erhalten. An eben dieser Stelle liegen sie dem Primordialschädel und weiter nach hinten der aus letzterem sich herausbildenden Lamina cribrosa resp. deren Rückwärtsverlängerung, dem Orbitosphenoid, direct auf. Weder die Stirn- noch Scheitelbeine schicken Orbitalfortsätze ab, wie wir dies bei andern Urodelen beobachten.

In der Regio naso-ethmoidalis treffen wir bei vollständiger Maceration des Schädels nur sehr wenig knöcherne Gebilde und diese sind sowohl oben als unten auf die unmittelbare Umgebung der Medianebene beschränkt, diesem Umstand ist es zuzuschreiben, dass die in die verschiedensten Werke übergegangene CUVIER'sche Abbildung in der Vorderkopfgegend ein spiessartiges Rostrum besitzt und so dem Schädel einen Character verleiht, den er unter Berücksichtigung des Primordialeranium keineswegs besitzt (Fig. 11).

Bei der Betrachtung von oben erscheint der Mittellinie zunächst eine vorn und hinten zugespitzte annähernd spindelförmige Knochenlamelle, welche sowohl ventral- als medianwärts gehöhlt ist und mit ihrem Hinterende weit nach rückwärts zwischen die beiden Frontalia hineinsticht (Fig. 11 *Pacc*). In Folge der ebengenannten Ausschweifung des medialen Randes liegt der Primordialschädel (Fig. 11 *Pc*) zwischen den Hälften beider Seiten eine Strecke weit frei zu Tage.

Die vordere Spitze erstreckt sich genau so weit als der mit *Pc* bezeichnete Knorpelfortsatz des Primordialschädels und ist zugleich etwas nach vorn und abwärts gekrümmt.

Nach aussen von dieser Knochenlamelle liegt eine ihr dicht angelagerte zweite, jedoch weniger weit nach rückwärts sich erstreckende, spiessförmige Schuppe, welche wie die erstgenannte in eine schalenartige Vertiefung am Vorderende der Stirnbeine hineinpasst. Während aber jene nach vorn spitz zulief, verdickt sich diese mehr und mehr, krümmt sich gegen den Mundrand herab und schickt dort medianwärts einen Alveolarfortsatz (Fig. 12 *Pmx*) ab, der aber mit seinem Gegenstück in der Mittellinie nicht zusammenstösst, sondern durch den schon oben beschriebenen Knorpelfortsatz des Primordialschädels (Fig. 11 und 12 *Pc*) von ihm getrennt wird.

Der Alveolarfortsatz trägt keine Zähne, sondern ist an seinem Unterrande nur fein gerieft. Trotzdem kann es keinem Zweifel unterliegen, dass wir hier ein, wenn auch nur rudimentäres Praemaxillare mit einem aufsteigenden und einem Kieferfortsatz vor uns haben. Von einem Cavum intermaxillare wie es den meisten übrigen Urodelen zukommt, kann hier keine Rede sein und dem entsprechend ist auch von einer Drüse nichts zu entdecken.

Viel schwieriger als die Deutung jenes Stückes ist die des medianwärts davon gelegenen (*Pacc*), das weder in der Lage noch in der Configuration mit irgend einem der sonst in der Vorderkopfgegend der Molche liegenden Theile in Parallele gebracht werden kann. CUVIER scheint es als ein rudimentäres Nasale aufgefasst zu haben, eine Ansicht, der ich nicht beitreten kann. Seiner topographischen Beziehung nach könnte man viel eher an ein secundäres Abspaltungsproduct vom Processus ascendens des Zwischenkiefers erinnert werden, oder liesse sich vielleicht an das Supraethmoid der Knochenfische denken.

Vom Oberkiefer und dem vorderen Stirnbein vermochte ich

keine Spur zu entdecken, ein Verhalten, das bei den übrigen Phanerobranchiaten wiederkehrt.

An der Basis cranii liegt das fischähnlich gestaltete mächtige Parasphenoid, welches sich von der Condylengegend des Hinterhaupts bis zur Praemaxillarregion erstreckt und eine mittlere plane Fläche und gewulstete Seitenränder unterscheiden lässt. Seine grösste Breitenausdehnung besitzt es in der Regio quadrata, schnürt sich dann in der Orbitalgegend etwas ein, um sich endlich im Bereich des später zu erwähnenden Antorbitalfortsatzes (Fig. 12 *AF*) aufs Neue zu verbreitern. Darauf folgt eine die Basis des Internasalseptum's bildende, schnabelartige Verjüngung des Knochens (Fig. 12 *Ps*<sup>1</sup>), in Folge deren fast die ganze Unterfläche des knorpelig-häutigen Riechsackes frei zu Tage liegt. Die dem Schädelrohr zugekehrte Fläche des Parasphenoids ist ganz flach ohne irgend welche Sculptur, so dass sich Siren auch hierin an die übrigen Phanerobranchiaten anschliesst.

Am lateralen Rand des sich verjüngenden vorderen Abschnittes vom Parasphenoid liegen zwei plattenartige, eine gestreckt ovale Form darbietende Knochenstücke, welche mit hechelartigen Zähnen besetzt sind (Fig. 12 *Vo* und *Pal*). Letztere stehen in Querreihen und zwar zähle ich im vorderen grösseren Abschnitte 6—7, im hinteren 4. Sämmtliche Zähne sind beweglich und lassen sich nach hinten umlegen.

Das vordere Stück ist der bei den übrigen Phanerobranchiaten sowie sämmtlichen Urodelenlarven in ganz ähnlicher Weise gelagerte Vomer, das hintere ist das Os palatinum.

Diese beiden Abtheilungen des Gaumenbogens haben also eine embryonale Stellung beibehalten und dem entsprechend müsste man erwarten, dass sich das Palatinum nach rückwärts durch eine mit ihm gleichzeitig entstandene Pterygoidspanne bis zum Quadratum fortsetzt. Letztere fehlt nun ganz und gar, worauf auch von den verschiedensten Autoren aufmerksam gemacht wurde. Es liegt somit auf der Hand, dass es sich hier um eine Rückbildung handelt und dies ist auch von O. HERTWIG (Ueber das Zahnsystem der Amphibien etc. A. f. m. A. Bd. XI Sppl.) mit vollem Rechte betont worden. Diese Thatsache gebietet überhaupt bei Beurtheilung des Schädels nicht nur von Siren, sondern von sämmtlichen Phanerobranchiaten grosse Vorsicht zu beobachten.

Man wird um so mehr dazu gemahnt, als auch die Anatomie der Wirbelsäule (vergl. GEGENBAUR) auf einen Reductionsprozess des



Skeletes hinweist und ich brauche wohl kaum an die Bildung der Extremitäten von Proteus und Siren zu erinnern, um auch dadurch dieser Ansicht eine weitere Stütze zu geben.

Die beiden Knochen der Gaumenreihe nun sind nicht mit dem Parasphenoid, sondern mit den Vorderenden der Trabekel, also jenem Punkt des Skelets, an dessen Unterseite sie sich in embryonaler Zeit entwickeln, durch Bindegewebe verbunden. Die Beschreibung der Schädelbalken sollte, da es sich bei ihnen um eine sehr starke und weit ausgedehnte Ossificationszone handelt, eigentlich mit in die Beschreibung des knöchernen Schädels hereingezogen werden. Ich unterlasse dies aber aus praktischen Gründen, die sich bei Behandlung des Primordialschädels von selbst ergeben werden.

Der Aufhänge-Apparat des Unterkiefer's ist ausschliesslich knorpelig und es fällt somit nur das in enge Beziehungen zu ihm tretende Squamosum in den Bereich dieser Betrachtung.

Dieser Knochen stellt eine schwach gekrümmte, an ihrer, der Labyrinthgegend zuschauenden Seite ausgehöhlte Knochenlamelle dar, welche von unten, aussen und vorn nach hinten und oben an der Aussenwand des Petrosus emporsteigt und sich eine ziemliche Strecke vor dem Hinterende des letzteren befestigt. Je mehr die Lamelle nach oben steigt, desto mehr schärft sie sich zu (Fig. 18), während ihr unteres dickeres Ende so stark umgerollt erscheint, dass ein nur an seiner medialen Seite offener Hohlkegel entsteht, welcher die Cartilago quadrata zwingenartig und dabei so fest umschliesst, dass eine Trennung des einen von dem andern Gebilde ohne Verletzung kaum möglich ist.

Man erinnere sich dabei an das oben über die perichondrostische Verknöcherung Gesagte, und ziehe ferner in Erwägung, dass innerhalb der Cartilago quadrata keine Spur von Kalksalzen existirt!

#### b) Pars cartilaginea cranii.

Das Chondrocranium besitzt die denkbar einfachste Configuration und wenn es auch nicht in dem Umfange, wie bei Menobranchus, erhalten ist, so haben wir in ihm doch viel mehr das den übrigen Urodelen zu Grunde liegende, embryonale Verhalten zu erkennen. Die später folgende Beschreibung der Regio ethmoidalis von Menobranchus wird dieses rechtfertigen.

Abgesehen von dem oben erwähnten dreieckigen Knorpel an



derjenigen Circumferenz des Foramen occipitale wo wir bei höheren Wirbelthieren von einem Occipitale superius sprechen können, stehen die übrigen Theile des Knorpelschädels in einem, nur an einer einzigen Stelle unterbrochenen Continuitätsverhältniss.

Wir beginnen mit ihrer Betrachtung am besten in dem basalen Theil der Hinterhauptsgegend. Dort begegnen wir auf der cerebralen Fläche des Parasphenoids einer breiten Knorpelplatte, welche, von dem Raum zwischen den beiden Occipitalia lateralia angefangen sich bis zu einer Querlinie nach vorn erstreckt, welche man durch die Mitte der Labyrinth sich gezogen denken kann.

Während nun diese auch bei andern Urodelen im fötalen und erwachsenen Zustand vorkommende Platte eine zusammenhängende die ganze Parasphenoidoberfläche zwischen den Petroga bedeckende Masse ist, finden wir sie hier merkwürdigerweise in der Mitte von einer grossen, kreisrunden Oeffnung durchbrochen. Erwägt man, dass die Hypophyse genau in das Loch hineinpasst, so kann man hier mit vollem Recht von Sella turcica reden. Ich habe eine ähnliche Bildung früher auch von dem italienischen Brillensalamander und unserem einheimischen Triton helveticus beschrieben, doch handelte es sich hier um das Parasphenoid und um keinen knorpeligen Keilbeinkörper, wie dieser Theil bei Siren lacertina zu nennen ist, wenn man die cerebralen Verhältnisse bei der Beurtheilung als massgebend erachtet (Fig. 12 *Ob* u. *Hyp*).

Von dieser Knorpelmasse gehen nun nach zwei verschiedenen Richtungen Fortsätze ab; der eine durchsetzt als ansehnlicher Streifen die Labyrinthbasis in rein transverseller Richtung und verbreitert sich am Uebergang der letzteren in die Aussenwand zu einer mächtigen, ovalen Knorpelplatte, welche die hier befindliche, beim knöchernen Schädel beschriebene grosse Lücke zum Theil ausfüllt. Die übrig bleibende Oeffnung wird von dem ebenfalls hyalinknorpeligen, stumpf-kegelförmigen Operculum geschlossen. Ich werde den Bandapparat in der retrosuspensorialen Gegend aller Urodelen in einem besonderen übersichtlich gehaltenen Capitel besprechen.

Es gehört keine grosse Anstrengung dazu, um von dieser Seite des Petrosum aus das ganze häutige Labyrinth zu isoliren und in toto aus seiner, mit keiner Andeutung von knöchernen Bogengängen versehenen Kapsel herauszuheben.

Der zweite Fortsatz der betreffenden Knorpelplatte (Fig. 12 *Pca*) geht nach vorn gegen die Augenhöhle und richtet sich dabei aus

der horizontalen Lage auf und stellt die sagittal stehende hinterste Partie der RATHKE'schen Schädelbalken dar (Ala magna der Autoren) (As auf Fig. 12 u. 18). Vorn und hinten von *Tg* auf Fig. 11. Sie nimmt dabei die ganze Höhe der seitlichen Schädelwand zwischen Parietale und Parasphenoid ein und zeigt an ihrem nach rückwärts gegen die Labyrinthbasis schauenden Rand einen weiten Ausschnitt, welcher von jener zu einem grossen Loche ergänzt wird. Dieses wird durch einen von seinem vorderen und oberen Umfang entspringenden (Fig. 18 † unter *VF*) nach aussen und unten mit dem Quadratknorpel (Fig. 12 vor *Tg*) verschmelzenden Knorpelpfeiler in zwei Abtheilungen verwandelt, durch welche sowohl hinten (Ramus III. als vorn (Ramus I, II) der Trigeminus tritt. Diesem Verhalten werden wir bei *Amphiuma* wieder begegnen und dass dasselbe Verhalten bei manchen Selachiern zu beobachten ist, hat GEGENBAUR bewiesen.

Der durch diesen Fortsatz mit der Ala magna zusammenhängende Quadratknorpel<sup>1)</sup> sitzt mit zwei conischen Zapfen auf entsprechend gebildeten schon oben besprochenen Protuberanzen in der prootischen Gegend articulirend auf. Aus der hinteren Circumferenz des einen (basalen) derselben entspringt ein ziemlich langer, nach hinten und aussen gerichteter, an seinem Ende keulenartig aufgetriebener Fortsatz (Fig. 11, 12, 18 *HF*), der andeutungsweise auch bei den andern Hauptgruppen der Urodelen vorkommt. So z. B. bei *Cryptobranchus*, *Menopoma*, *Siredon*, sehr stark bei *Ranodon*, schwächer bei *Salamandra* u. A. m.

Er wird bei *Siren* erst deutlich gesehen, wenn man ein zwischen dem Hyoideum und dem Quadratum ausgespanntes Ligament entfernt hat.

---

<sup>1)</sup> C. HASSE, Anatom. Studien Heft IV, macht über das Suspensorium von *Siren* eine Bemerkung, die ich mit meinen Befunden vergeblich in Einklang zu bringen bemüht bin. Er sieht nämlich den Schädel dieses Thieres deswegen höher entwickelt an »weil das Os quadratum sowohl, wie das Squamosum den ganzen Rest des über resp. unter ihnen gelegenen Knorpels absorbirt hat und dass somit das Kiefersuspensorium vorzugsweise aus Knochen besteht, während es bei *Siredon* noch knorpelig erschien. Das ist in einem noch höheren Grade bei *Proteus* ang. der Fall« etc.

Letzteres stimmt ebenso wenig mit meinen Resultaten überein, was ich später darthun werde. Man vergleiche vorläufig Fig. 14 *Qu*<sup>1</sup>.

Sowohl das Exemplar von *Siren* als das von *Proteus* waren, wie sich mir durch die Untersuchung der Geschlechtsorgane ergab, ausgewachsene Individuen.

Wie nun in oben beschriebener Weise ein Fortsatz von dem basalen Wurzelstück des Quadratum ausgeht, so findet sich auch einer von dem dorsalen. Derselbe ist fingerförmig und liegt genau in der Ebene der Dorsalfläche der prootischen Region; er schlägt die Richtung nach vorne und aussen ein und senkt sich zugleich unter sanfter Neigung in die Orbita herab (Fig. 11, 12, 18 bei *VF*).

Seiner Richtung nach gleicht dieser Fortsatz dem Flügelknorpel der übrigen Urodelen, hat aber gewiss mit diesem, bei allen Urodelen ohne Ausnahme an der Basis und nicht am Dorsaltheil des Suspensorial-Apparates entspringenden Gebilde nichts zu schaffen. Er ist vielmehr, wenn ich mich nicht irre, im Sinne des für die Selachier so charakteristischen Postorbital-Fortsatzes zu deuten und ich möchte zu diesem Zweck auf die Tafel I und II Fig. 1, 2, 3 des GEGENBAUR'schen Selachier-Werkes verweisen.

Die Aehnlichkeit, zumal in topographischer Beziehung (man beachte dabei das zweigetheilte Trigeminusloch!) springt am meisten in die Augen auf der Abbildung von Hexanchus auf Taf. I. Am Kopfskelet der Dipnoer finde ich hiervon keine Andeutung.

Bei Siren kreuzt sich der in Frage stehende Fortsatz unter beinahe rechtem Winkel mit dem das Foramen Trigemini halbirenden Knorpelpfeiler, der schon früher zur Sprache gekommen ist.

In der ganzen übrigen Urodelenwelt ist mir Nichts begegnet, was diesem postorbitalen Fortsatz von Siren an die Seite zu setzen wäre.

Die schwach gehöhlte Gelenkfläche des Quadratum ist ein Rechteck mit abgerundeten Winkeln, dessen Längsaxe von innen und hinten nach vorn und aussen schaut (Fig. 12 *Qu*). Wenige Millimeter vor dem Trigeminusloch beginnt scharf vom Knorpel sich absetzend die Ossificationszone des Schädelbalkens, oder wenn man den alten Namen beibehalten will, das Orbitosphenoid (Fig. 11 und 12 *Os*). Auf seiner Aussenseite führt eine vom Antorbitalfortsatz herkommende Furche in das dem dürftigen Bulbus entsprechende kleine Opticusloch (Fig. 18 *Fopt*). Die Oeffnungen für den Oculomotorius und Trochlearis vermochte ich nicht aufzufinden und ob letzterer überhaupt als besonderer Hirnnerv differenzirt ist, steht dahin.

Auf seiner cerebralen Fläche ist der Knochen rinnenartig vertieft und verdickt sich nach vorn mehr und mehr. Dabei schlägt er eine nach vorn und medianwärts gehende Richtung ein; die Stelle seiner stärksten Anschwellung liegt an der Vorgrenze der Orbita und entspricht zugleich der Ablenkung des Knochens im obgenannten Sinne.



An der Aussenseite entdeckt man hier einen starken Knorren (Fig. 11, 12, 18 *AF'*), der an seiner Spitze eine knorpelige Apophyse trägt (*K*). Ueber die Ausdehnung der letzteren, welche unzweifelhaft dem »Antorbitalfortsatz« HUXLEY'S (Anatomie des Menobranchus-Schädels) und PARKER'S entspricht, kann ich keine genauen Angaben machen, da ich nicht sicher bin, ob ich nicht diesen Theil bei meinem einzigen Exemplar verletzt habe.

Der fragliche Knochenzapfen ist nicht solid, sondern steht durch eine weite trichterförmige Communicationsöffnung mit dem Cavum cranii in Verbindung ohne dass jedoch ein besonderer Hirntheil eingelagert wäre.

Die cerebrale Fläche des Knochens ist an ihrem vorderen, medianwärts gerichteten Bezirk sehr vertieft wobei sich der obere und untere Rand des Knochens bedeutend verbreitert, d. h. sich ventral- und dorsalwärts (kappenartig) über die Hemisphären herüber schiebt. Der obere Rand (Fig. 11 *Eth*) wird von dem unteren, welcher sich sogar am Boden der Nasenkapsel noch eine ziemlich weite Strecke nach vorn erstreckt, an Ausdehnung übertroffen. Zwischen beiden Rändern bricht der Olfactorius (Fig. 11 *Olf*) von der Schädel- in die Nasenhöhle durch (Fig. 18 *Folf*).

Dieser einzig und allein durch Convergenz der seitlichen Schädelwände zu Stand gebrachte Schädelabschluss und die dadurch bewirkte, einfachste Herstellung einer Lamina cribrosa weist in ihrem primitiven Verhalten auf die Selachier zurück; andererseits sehe ich darin das Stehenbleiben des Organismus auf einer sehr niedrigen foetalen Stufe, wobei ich nur an die Grundzüge der Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels erinnern will. Auffallend ist dabei die starke ungewöhnlich weit medianwärts vordringende Ossification, die für den ventralwärts anliegenden Vomer und das Palatinum ein sehr festes Widerlager bildet und vielleicht gerade zu dem Kaugeschäft in Beziehung zu bringen ist. Doch darüber werde ich an einem andern Punkte zu berichten Gelegenheit haben.

Wenn ich oben von einer Convergenz der seitlichen Schädelwände sprach, so ist dies dahin zu präcisiren, dass die Ossificationszonen beider Seiten in der Mittellinie nicht unmittelbar zusammenstossen, es schiebt sich vielmehr eine von der Schnauzenspitze herkommende, schmale, hyalinknorpelige Commissur dazwischen, so dass man hier nicht, wie bei *Amphiuma*, *Menobranchus*, *Proteus*, *Salamandrina* und *Triton viridescens* von einem vollkommen knöchernen Abschluss des Cavum cranii sprechen kann.



Ehe wir uns zur Betrachtung der Nasenkapsel wenden, verfolgen wir die Fortsetzung der Schädelbalken bis zur Schnauzenspitze. Wenige Millimeter vor der Olfactorius-Oeffnung zeigt sich die starke Knochenmasse an ihrem (inneren) Rande gespalten und in dem dadurch entstandenen Falz ruht der nach vorn zu mehr und mehr sich verschmälernde Knorpel (Fig. 11, 12, 18 *IS*), der zusammen mit dem Vorderende des Parasphenoids die eigentliche, zwischen beiden Nasenkapseln liegende Schädelspitze repräsentirt. Anders ausgedrückt: Von diesem Punct an hört die Ossificationszone der Trabekeln auf und beide fliessen zu einer unpaaren keilförmigen Platte zusammen, welche dem Septum nasale vieler anderer Urodelen gleich zu stellen ist. Der Vorderrand dieser Platte erzeugt drei spitze Fortsätze, welche durch zwei tiefe Incisuren von einander getrennt sind (Fig. 11, 12 *Pc* und *Pc*<sup>1</sup>). Der mittlere, unpaare und zugleich längste Fortsatz falzt sich zwischen die Alveolarfortsätze beider Zwischenkieferhälften ein und ist wohl mit dem von mir bei Anuren nachgewiesenen Strebepfeiler des Zwischenkiefers in Parallele zu bringen; vielleicht fallen die beiden seitlichen Fortsätze, welche sich ebenfalls durch Bindegewebe mit der Ventralseite des Zwischenkiefers verbinden unter denselben Gesichtspunct. Mag dem nun so sein oder nicht, jedenfalls steht so viel fest, dass wir es mit secundären Auswüchsen der ethmoidalen Trabekularplatte zu thun haben.

Nirgends machte sich mir der Mangel an genügendem Material so sehr fühlbar, wie bei der Darstellung der direct unter der Haut gelegenen kolbig aufgetriebenen Nasenkapseln (Fig. 11 *NK*). Was ich mit Sicherheit darüber aussagen kann, ist Folgendes: Rings von der äusseren Circumferenz des Olfactoriusloches und dem dasselbe wie ein Schirmdach überragenden Vorderende des Stirnbeines, ferner vom lateralen Umfang der zur Schnauzenspitze sich erstreckenden, theils knöchernen, theils hyalinen Vorderenden der Trabekel entspringt jederseits eine mächtige Blase, deren Dach, wie ich bestimmt angeben kann, durchaus aus hyalinem Knorpel (wie auch bei manchen andern Molchen) besteht. Welche Verbreitung der Hyalinknorpel am Boden des Nasensackes besitzt, konnte ich nicht genau ermitteln, doch fand ich im centralen Bezirk desselben viel Bindegewebe und keine Spur von Knorpel, also ganz ähnlich wie bei den meisten Urodelen. Wie sich die Seitenränder in histologischer Beziehung verhalten weiss ich nicht und ebenso wenig kann ich dies von der Umgebung der Choane angeben. Uebrigens konnte ich die

Lage derselben (Fig. 12 *Ch*) unmittelbar vor dem Antorbitalfortsatz genau angeben. Auf dieser Abbildung ist die Ausdehnung der Nasenkapsel nur mit punctirten Linien angegeben und zwar finden sich zwei Reihen derselben im hinteren Bereiche, um damit anzudeuten, dass ich über die Anheftung der hinteren Circumferenz des Riechsackes nicht in's Klare gekommen bin. Es mögen dies Andere sicher stellen. — Das äussere Nasenloch ist wie bei den übrigen Phanerobranchiaten und den Selachiern verständlich, d. h. an der Ventralfläche des die Oberlippe vorstellenden Hautsaumes gelegen; es ist auf den Abbildungen nicht angegeben.

Bemerkenswerth ist eine, wie es scheint, rings von Knorpel umgebene, röhrenförmige Oeffnung auf der Oberfläche der Nasenkapsel nicht weit von der Medianlinie (Fig. 11 und 12 \* *Rn*). Es ist die Durchtrittsstelle des Ramus nasalis Trigemini, welcher von hier aus zur Haut der Schnauze gelangt.

Der Unterkiefer (Fig. 13) besteht aus den der grössten Zahl der Urodelen zukommenden drei Stücken. Das Angulare ist auffallend lang (Fig. 13 *Ang*) und erreicht beinahe den Unterkieferwinkel. Es ist an seinem hinteren Ende mit dem Kopf des (an dieser Stelle ossificirten) MECKEL'schen Knorpels fest, doch nicht untrennbar verlöthet. Das kräftige Dentale externum kehrt nach aussen seine convexe Seite und ist zugleich mit seinem oberen Rand so stark nach aussen geneigt, dass beide Unterkieferhälften zusammen mit dem muskulösen und fibrösen Diaphragma oris eine tiefe Schale mit nach aussen geneigten Seitenwänden erzeugen. Aehnliches finde ich bei *Protopterus*. Der obere, verdickte Rand des Dentale externum trägt nur feine wie gesägt aussehende Einkerbungen, keine eigentlichen Zähne, ein Verhalten, welches mit dem des Praemaxillare vollkommen übereinstimmt und als Rückbildung zu deuten ist (Fig. 13 *De*).

Zwischen Angulare und Dentale liegt der fast bis zur Symphyse beider Unterkieferhälften sich erstreckende MECKEL'sche Knorpel (Fig. 13 *MK*) frei zu Tage.

## 2) *Menobranchus lateralis* und *Proteus anguinus*.

Diese beiden Formen stimmen, abgesehen von dem viel schlankeren speerspitzenähnlichen Habitus von *Proteus*, in den fundamentalsten Puncten der Schädelanlage miteinander überein, so dass es

wohl gestattet ist, sie zusammen zu besprechen. Sie gehören bekanntlich zu den best studirten Urodelen, was namentlich für den Primordialschädel von *Menobranthus* gilt, welcher erst in neuester Zeit von HUXLEY: on the Structure of the Skull and of the Heart of *Menobr.* lat. Proc. of the Scientific Meetings of the Zool. Society — eine ausgezeichnete Bearbeitung erfahren hat. Dennoch konnte ich eine wiederholte Aufnahme dieses Themas nicht für unnöthig erachten, da man nur durch Querschnitte von entkalkten Präparaten über die in topographischer Beziehung oft sehr verwickelten Verhältnisse vollkommen in's Klare kommen kann und gerade HUXLEY hat es unterlassen, solche anzufertigen.

#### a) Pars ossea cranii.

Die Petroso-occipitalia zeigen viel schwächere Knochenbezirke, als wir das bei Siren wahrgenommen haben und zwar beruht dies auf einer ungleich breiteren Entwicklung des auch beim letztgenannten Thier vorhandenen Querschlitzes, welcher sich überdies nicht wie hier auf die Basis beschränkt, sondern an der Aussenseite des Labyrinthes weiter laufend auch die ganze dorsale Fläche des Gehörsackes durchsetzt. Bei vollständiger Entfernung des Knorpels bekommt man daher zwei, theils auf die Oberseite, theils auf die Unterseite vertheilte, durch eine weite Kluft getrennte Knochenbezirke, welche einerseits der Regio prootica, andererseits der Regio opisthotica, epiotica und occipitalis lateralis entsprechen (Fig. 1 u. 2). Das von HUXLEY untersuchte Exemplar scheint älter gewesen zu sein, als das meinige, was aus der auf seiner Figur erscheinenden starken Verknöcherung der Labyrinthbasis zu schliessen ist. An der Aussenseite des Gehörsackes finden wir die ansehnliche, von einem Knorpelwall umgebene Fene-stra ovalis; sie wird von dem mit langem Stab (Columella) begabten gut verknöcherten Operculum verschlossen. Sehr auffallend ist das weite Nachrückwärtsausspringen der Regio opisthotica und epiotica, was geradezu unter Bildung von conischen Fortsätzen geschieht (Fig. 1 und 2 \*). Dieses Verhalten beobachten wir nicht allein, wie HUXLEY meint, bei *Menobranthus* und *Proteus*, sondern auch und zwar in sehr auffallender Weise bei *Anaides lugubris* (Fig. 104 \*) und nicht viel schwächer bei *Triton viridescens* und *suberistatus* (Fig. 131, 140).

An der Basis der prootischen Verknöcherung liegt das in der Mitte etwas eingeschnürte Loch für den R. II u. III des Trigemi-

nus (Fig. 2 *Tg*). Die Oeffnung für den Ram. palatinus des Facialis, die nach J. G. FISCHER (anatom. Abh. über Perennibranchiaten und Derotremen), getrennt von der hinter dem Squamosum gelegenen Durchtrittsstelle der Hauptportion des Facialis bestehen soll, vermochte ich nicht aufzufinden.

Die Occipitalcondylen sind sehr flach und springen kaum nach rückwärts aus (Fig. 1, 2 *Cocc*). Die sich anschliessende laterale Occipital-Gegend wird vom Vagus durchbohrt (Fig. 2 *Vg*) und besteht, gleichwie auch die hinterste mächtig verknöcherte Portion der medialen Labyrinthwand aus spongiöser Knochensubstanz, welche sich bis in die opisthotischen Protuberanzen lateralwärts zieht, um sich dann hier zu einer grösseren Höhle auszuweiten.

In diesem am meisten rückwärts liegenden Theil des Schädels (vergl. auch *Proteus* Fig. 14, 15, 19\*), welcher dadurch, wie HUXLEY mit Recht betont, an die Labyrinthodonten erinnert, erscheint im Querschnitt ein Theil des häutigen Labyrinthes. Von knöchernen Bogen- gängen ist weder bei *Menobranchus* noch bei *Proteus* etwas zu entdecken.

Wie der spongiöse Knochencharacter auch der prootischen Schädelregion eigenthümlich ist, zeigt die Abbildung 46 bei *Pet*.

Bei *Proteus* (altes Exemplar) finde ich die Occipitalcondylen mit dem Hinterende des Parasphenoids synostotisch vereinigt; auch tritt bei diesem Molch das Knochengewebe der Labyrinthgegend viel mehr in den Vordergrund und verdrängt den bei *Menobranchus* so mächtig ausgeprägten Knorpel bis auf ein schmales, querlaufendes Ringband (Fig. 14 u. 19 *Pca*). Dieses theilt aber die Ohrkapsel ganz in derselben Weise in eine vordere und hintere Portion, wie wir dies oben gesehen haben.

Die Parietalia (Fig. 1 *P*) besitzen namentlich in ihrer hinteren Hälfte eine wahrhaft monströse Dicke und zeichnen sich durch einen sehr zierlichen spongiösen Character aus. Die Knochenbälkchen erzeugen unter reicher Arabeskenbildung, wie sie auch dem Parasphenoid, Frontale und Quadratum zukommt, die graciösesten Figuren (Fig. 38, 40, 41, 42, 47, 50 *F*, *P*, *Ps*, *Qu*). Man kann an den Scheitelbeinen fünf Fortsätze unterscheiden, die ich auf der Abbildung 1 mit *Pr*<sup>1</sup>—*Pr*<sup>4</sup> bezeichnet habe. Der fünfte Fortsatz ist von der Oberfläche her nicht sichtbar und wird erst gut durch Querschnitte (Fig. 40, 42, 46, 47 *P*<sup>5</sup>) verstanden, aus welchen hervorgeht, dass er von der Unterfläche des Parietale schief nach abwärts einwärts sich erstreckt und mit dem Parasphenoid zusammenstossend



die seitliche Schädelwand bildet. Die Aehnlichkeit mit dem Ophidierschädel springt in die Augen, ohne dass ich damit irgend welchen genetischen Zusammenhang zwischen den beiden Formen postuliren will. Jener Orbitalfortsatz des Scheitelbeines, wie ich ihn heissen will, zieht weit nach vorn und begrenzt scharf ausgeschnitten von aussen her das Foramen olfactorium (Fig. 5  $Pr^1$  und  $Olf$ ).

Die Lage der auf der Dorsalseite des Schädels sichtbaren Fortsätze geht aus der Abbildung 1  $Pr^1 - Pr^4$  klar hervor und ich kann mir füglich eine detaillirte Beschreibung ersparen; erwähnen will ich aber, dass die Verhältnisse bei *Proteus* sich eben so stellen und dass auch sämtliche *Cryptobranchiaten* den mit  $Pr^1$  bezeichneten lateralen Fortsatz besitzen, wie er auf der Figur 1 wiedergegeben ist. (Man vergleiche damit Fig. 7, 21, 24 und auch den Schädel von *Siren* Fig. 11  $Pr^1$ .)

Der Fortsatz  $Pr^3$  Fig. 1 schiebt sich eine weite Strecke unter den Frontalia nach vorn, wie auch die Parietalia von *Proteus* auf eine lange Strecke von den Stirnbeinen (Fig. 14  $F$ ) überlagert werden. Die Parietalia beider Thiere verbreitern sich in ihrer hinteren Hälfte sehr beträchtlich und bedecken bei *Proteus* in Gemeinschaft mit dem hier sich weiter auf die Schädeloberfläche heraufschiebenden Squamosum (Fig. 14  $Tp^1$ ) die dorsale Fläche der Labyrinthkapsel bis auf geringe Reste in der opisthotischen und epiotischen Region. Bei *Menobranchus* bleibt ein Theil der prootischen Gegend, sowie ein schmaler zwischen Squamosum und lateralem Parietalrand gelegener Streifen der Labyrinthoberfläche frei; die opisthotische Portion wird hier durch den weiter vorspringenden Fortsatz ( $Pr^1$  Fig. 1) in grösserer Ausdehnung bedeckt als bei *Proteus*.

Die Frontalia (Fig. 1 und 14  $F$ ) schliessen sich bei *Proteus* in der Mittellinie in viel längerer Ausdehnung aneinander, als bei *Menobranchus*, wo sie nach hinten auf eine ziemlich weite Strecke divergiren, um das Parietale zwischen sich aufzunehmen; auch sind die Stirnbeine bei *Proteus* relativ viel breiter entwickelt, als bei jenem (vergl. die angeführten Figuren). Der Vordertheil der Stirnknochen bietet bei beiden Molchen ein sehr merkwürdiges Verhalten dar, das ich zuerst von *Menobranchus* etwas genauer beschreiben will.

Nachdem die Stirnbeine in einer die beiden Antorbitalfortsätze (Fig. 1, 2  $AF$ ) verbindenden Querlinie ihre grösste Breitenausdehnung erreicht haben, verjüngen sie sich nach vorn ziemlich rasch und schieben sich scharf zugespitzt zwischen die aufsteigenden Fortsätze vom Zwi-

schenkiefen (Fig. 1 u. 3 *Pmx*) und den Vomer (Fig. 2 *Vo*) ein, so dass sie beinahe die freie Schnauzenfläche erreichen. Seitlich bemerkt man eine grosse Oeffnung (Fig. 3 *Folf* u. Fig. 5 *Olf*) und innerhalb derselben erscheint der Knochen (Fig. 2, 5 *Pru*), hakenförmig umgerollt.

Dieser Processus uncinatus sitzt mit breiter Fläche (Fig. 2 *Pru*) dem Vomer und dem Parasphenoid auf und steht zum Olfactorius in ähnlicher Beziehung wie die von mir schon früher beschriebenen Hakenfortsätze der Stirnbeine von *Salamandrina* d. h. er tritt hier vicarierend ein für die nicht von Seite der Trabekel (wie z. B. bei Siren) gelieferte Lamina cribrosa. Die durch den Hakenfortsatz von vorn her gebildete Incisur (Fig. 5 *Pru*) des Stirnbeines wird von aussen und hinten durch den obgenannten Fortsatz des Scheitelbeines (Fig. 5 *Pr<sup>1</sup>*) und von unten her durch den Trabekularknorpel (*Tr<sup>1</sup>*) zu einem vollkommenen Foramen olfactorium abgeschlossen. Eine gute Erläuterung dieser complicirten Verhältnisse gibt der Querschnitt Fig. 41. In der Mitte sieht man das Cavum cranii von oben begrenzt durch die beiden Stirnbeine (*F*), von unten durch die Hakenfortsätze derselben (*F<sup>1</sup>*), an welche sich von aussen der Trabekel (*Tr*) anschliesst. Zwischen diesen beiden basalwärts gelegenen Theilen einer- und dem dorsalen Stück des Frontale andererseits bricht der Olfactorius aus der Schädelhöhle hervor und erreicht die weit lateralwärts liegende, aller knöchernen Bedeckungen baafe Nasenkapsel (*NK*). Von unten her an *F<sup>1</sup>* schliesst sich das an seinem oberen Rand wie angenagt ausschende Parasphenoid (*Ps*) und weiterhin die Vomer (*Vo*).

Die vordersten Enden der Frontalia legen sich nicht dicht an den Vomer und das Praemaxillare an, sondern bleiben durch eine ziemliche Menge straffes Bindegewebe von diesen Knochen getrennt.

Die oben besprochenen Processus uncinati der Stirnbeine finden sich in ganz ähnlicher Weise bei *Proteus*, dagegen erreichen sie hier nicht den Vomer, sondern stossen auf den sich dazwischenschiebenden Schädelbalken, der bei diesem Thier im Gegensatz zu *Menobranchus* frei zu Tage liegt und eine verkalkte Zone zeigt, auf die ich beim Primordialschädel noch einmal zurückkomme.

Die Praemaxillarknochen (Fig. 1, 2, 3, 14, 15 *Pmx*) sind bei beiden Formen paarig und lassen einen aufsteigenden und einen zahutragenden Kieferfortsatz unterscheiden. Die ersteren ziehen sich bei *Proteus* viel weiter auf die Schädeloberfläche hinauf als bei *M.* und liegen in ihrem ganzen Verlauf eng einander an, während sie

bei *Menobranthus* nach hinten zu divergieren. Sie werden bei letzterem Molch sowohl unter sich als von den unterliegenden Vomer durch eine starke Lage dicht verfilzten Bindegewebes von einander getrennt (Fig. 37 *Bg*, *Pra*), welches der Stelle entspricht, wo ich bei den übrigen Urodelen das Cavum intermaxillare zu beschreiben haben werde. Von letzterem so wenig als von einer eingelagerten Drüse lässt sich bei diesen beiden Urodelen Etwas nachweisen.

Dadurch dass der Alveolarfortsatz des Zwischenkiefers unter sehr spitzem Winkel von dem aufsteigenden Fortsatz abgebogen ist, entsteht die für *Proteus* und *Menobranthus* so charakteristische spitze Schnauze. Diese fällt in physiologischer Beziehung unter denselben Gesichtspunct wie das sogenannte Rostrum der Rochen. Beide Bildungen dienen als »Wasserbrecher« und erlauben den Thieren ein leichtes und rasches Schwimmen. Im Gegensatz dazu steht der breite abgerundete Vorderkopf von *Menopoma* und *Cryptobranthus*, namentlich aber vom Axolotl (vergl. Fig. 21, 24 u. 44).

An der Schädelbasis treffen wir das mächtige Parasphenoid, das bei *Proteus* eine ganz ebene ventrale und dorsale Fläche besitzt, während die letztere bei *Menobranthus* in ihrem hinteren Bezirk eine tiefe Grube zeigt (Fig. 50 *Ps* †), welche an eine Sella turcica erinnert; die ventrale Fläche ist an derselben Stelle nach unten ausgebaucht. In der Mitte, genau an dem Punct, wo der von *Ps* ausgehende Strich endet, wird man noch eine Spur von Chordagewebe gewahr.

Im vorderen Bezirk der Unterfläche des Parasphenoids liegt vom Kieferfortsatz des Praemaxillare vorn begrenzt, der ungefähr dreieckige mit einem kräftigen äusseren Zahnrand versehene Vomer. Während er bei *Menobranthus* nur ganz vorn mit seinem Gegenstück zusammenstösst (wodurch das Parasphenoid zwischen beiden Knochen frei bleibt, Fig. 2 *Vo* u. 38 *Vo*), findet bei *Proteus* (Fig. 15 *Vo*) eine viel ausgedehntere Berührung zwischen beiden Hälften statt.

Der Querschnitt auf Fig. 37 und 38 *Vo* veranschaulicht sehr gut die Bedeutung dieses Knochens für den Aufbau des Schädels; durch seine starken Alveolarleisten erinnert er an die homologen Gebilde der Maxillaria von höheren Urodelen, welche bei *Proteus* und *Menobranthus*<sup>1)</sup> fehlen und ganz durch den Vomer ersetzt werden.

<sup>1)</sup> HYRTL l. c. will an dem von ihm untersuchten Exemplar eine rudimentäre zahntragende Maxille gefunden haben.

Sehr interessant waren mir die mächtigen, wie bei Urodelen-Larven mit einer Spitze versehenen Zähne, welche mit der eigentlichen Vomer-Platte zu einem Continuum verschmolzen sind, ohne dass man von Zahnsockeln etc. sprechen könnte. Sie bilden so sehr eine Masse mit dem Knochen, dass die Zahnhöhlen nur wie Spongiosa-Räume des letzteren erscheinen (Fig. 37 ZZ<sub>1</sub>). Vergl. das weiter unten zu erwähnende Verhalten der sogen. Sphenoidalzähne von *Spelerpes*.

Ueber den Hinterrand des Vomer schiebt sich das an seinem abgerundeten Vorderrande zahntragende Pterygo-palatinum herüber und durch diesen Knochen, der bei *Menobranchus* ein sehr derbes Aussehen darbietet (Fig. 2 PP), wird bis zum Quadratum (Qu) jene Brücke fortgesetzt, welche den Selachiern zeitlebens, den übrigen Urodelen aber nur während ihres Larvenstadiums zukommt; man hat sie passend mit dem Namen »Gaumenbogen« im Gegensatz zu »Kieferbogen« bezeichnet (OSCAR HERTWIG). Sie schlägt eine von hinten und aussen nach vorn und einwärts gehende Richtung ein, läuft also gerade entgegengesetzt dem bei höheren Urodelen auftretenden Pterygoidbogen. Bei *Proteus* stellt das Pterygo-palatinum eine gracile, mässig geschweifte Knochenlamelle dar, welche wie bei M. durch Bindegewebe mit Vomer und Quadratum verbunden wird. Nach aussen von ihr findet sich ein straffes Ligament (Fig. 2 Lgt), durch welches der letztgenannten Verbindung noch mehr Halt gegeben wird; ein ähnliches, nur viel stärkeres Band erstreckt sich zwischen dem Antorbitalfortsatz (AF) und der hintersten Spitze des Alveolarfortsatzes vom Zwischenkiefer. In seinem hinteren Bezirk, kurz vor dem Antorbitalfortsatz ist es von der Choane durchbrochen (Fig. 3, 14 Lgt<sup>1</sup> bei Ch).

Ueber die topographischen Beziehungen des Pterygo-palatinum zu den übrigen Schädelknochen möge man Fig. 40, 42 und 47 PP vergleichen; es geht daraus hervor, dass vor allem der Antorbitalfortsatz (AF), das Parasphenoid (Ps) und der knorpelige Theil des Quadratum (Qu<sup>1</sup>) in Betracht kommen. Auch das Pterygo-palatinum ist nicht frei von zelligen Spongiosa-Räumen.

Was endlich die kleine, am äussersten Ende des Quadratknorpels auftretende Verknöcherung (Fig. 1, 2, 3 Qu) anbelangt, so ist dieselbe eine rein perichondrostotische, welche Art der Ossification überhaupt bei *Menobranchus* wenigstens einzig und allein in Frage kommt. Es lässt sich dies namentlich in der Labyrinthgegend aufs



Allerschönste studiren und nie habe ich bei den fünf von mir genau durchgemusterten Exemplaren eine primär auftretende, centrale Kalksalzablagerung bemerkt.

Das lamellöse Squamosum (Fig. 1, 2 *Tp*) ist von HUXLEY seiner Form wegen sehr passend mit einem Boomerang verglichen worden; an der Stelle, wo der an der seitlichen Labyrinthwand anliegende Fortsatz unter leichter Knickung in den an der Aussenseite des Quadratum absteigenden übergeht, entspringt von der hinteren (concaven) Circumferenz des Knochens ein dornartiger Fortsatz und schlägt die Richtung gegen das Operculum ein. Davon später bei Besprechung des Bandapparates dieser Gegend.

Dass sich das Squamosum von *Proteus* weiter auf die Schädeloberfläche (Fig. 14 *Tp*<sup>1</sup>) herauf erstreckt, dass es aber an Länge von demjenigen des *Menobranchus* übertroffen werde, habe ich schon oben erwähnt.

#### b) Pars cartilaginea cranii.

Der Knorpelschädel des *Menobranchus* hat unter allen Urodelen die grösste Ausdehnung und ist, wie dies auch HUXLEY betont, der einzige unter sämtlichen Amphibien, welcher vor der prootischen Region keine Ossificationszone im ganzen Lauf der Trabekel aufweist.

Dass die Labyrinthblasen entweder vollständig oder doch zum allergrössten Theil aus Hyalinknorpel bestehen, habe ich bereits bei Besprechung des knöchernen Schädels hervorgehoben und ich verweise deshalb bezüglich dieses Punctes nur noch auf die Figur 2 *Pca*. Wenn HUXLEY behauptet, dass bei *M.* weder von einer supraoccipitalen noch von einer basioccipitalen Knorpelspange etwas zu entdecken, so muss ich demselben, gestützt auf die Befunde an Querschnitten, entschieden widersprechen.

Letztere zeigen mir beide Gebilde, wenn auch in keiner starken Entwicklung.

Was zunächst die supraoccipitale Knorpelmasse betrifft, so erscheint sie im Bereich des hinteren Endes der Parietalia, ohne dass sie anfangs mit den beiden hyalinen Labyrinthblasen eine Verbindung eingeht. Dies ist erst weiter nach hinten der Fall, wo ihr von der oberen Kante der medialen Labyrinthwand jederseits immer mehr sich verlängernde Fortsätze entgegenwachsen, wodurch sie

schliesslich die Rolle einer Commissur zwischen beiden Gehörblasen übernimmt (Fig. 50). Zugleich schiebt sich aus der Basis der medialen Labyrinthwand eine Knorpelplatte (\* \*) hervor, welche oberhalb des Parasphenoids (*Ps*) ihrem Gegenstück entgegenwächst; beide Hälften bleiben durch die Sella turcica (†, von einander getrennt, hinter ihr vereinigen sie sich (Körper des Keilbeines).

Weiter nach hinten tritt an der Stelle der supraoccipitalen Spange starkes Bindegewebe auf, welches sich zwischen beiden Labyrinthen strangartig herüberspannt. Seine Lage entspricht dem auf Fig. 1 mit *Os* bezeichneten Punkte und die Zeichnung lässt hier insofern zu wünschen übrig, als sie den Eindruck erweckt als wären beide Seitenhälften durch eine nicht abgegliederte knöcherne Spange continuirlich miteinander verbunden. Es sei dies hiermit richtig gestellt.

Noch weiter rückwärts, unmittelbar am Hinterrand des Parasphenoids stossen die Occipitalia lateralia in der Mittellinie zusammen und schliessen dort einen ovalen hyalinen Körper ein, dessen Mitte von den Resten des Chorda-Rohres eingenommen wird. In der oberen Hälfte dieses Körpers schlagen sich Kalksalze nieder; die unter der Chorda gelegene Abtheilung bleibt hyalin. Es kann dies Gebilde wohl nichts Anderes sein als ein Theil des Basi-occipital-Knorpels.

Bei einem andern Exemplar, das seiner Grösse nach zu urtheilen, etwas jünger war, als das vorige, lief oberhalb der Occipitalcondylen ein einfaches knorpeliges Querband von einer Seite zur andern herüber (Fig. 2 *Ob*).

Zur weiteren Verfolgung des Primordial-Schädels ist es nöthig, das Praemaxillare, den Vomer, das Pterygo-palatinum und das Parasphenoid zu entfernen, worauf man gewahr wird, wie die auf Fig. 2 mit *Pea* bezeichnete basale Labyrinthwand continuirlich in den nach vorn und etwas nach auswärts laufenden Trabekel übergeht. Gegen die prootische Region hin, also in der Umgebung von *Tg* Fig. 1 und 2, zeigt sich der Schädelbalken von einer grossen Oeffnung durchbrochen, und man kann demgemäss an ihm ein oberes Stück (Fig. 46 *u*, und ein unteres (*Tr*) unterscheiden. Letzteres ist viel weiter lateralwärts ausgezogen und geht unmittelbar in das spongiöse Knochengewebe der prootischen Region über *Pet*. An diese schliesst sich nach aussen eng das Quadratum (*Qu*<sup>1</sup>) und in weiterer Folge das Tympanicum oder Squamosum an (*Tp*). Gegen die Mundhöhle

zu wird dieses ganze Gerüste von dem lateralwärts weit ausgewachsenen Parasphenoid (*Ps* u. *Ps*<sup>1</sup>) getragen; zwischen dem Abschnitt *Ps*<sup>1</sup> und der Unterfläche der prootischen Gegend findet sich zur Ausfüllung des durch die Incongruenz der Knochen erzeugten Spalt- raumes eine dicke Lage von Bindegewebe (*Bg*). Ein weiterer Bindegewebszug erstreckt sich dachförmig vom äusseren, knopfartig aufgetriebenen Ende des Parietale (*P*) oberhalb von ' zur prootischen Region (*Pet*) herüber (*Bg*<sup>1</sup>). Dadurch wird der zwischen der Orbitallamelle des Scheitelbeines (*P*<sup>1</sup>), der unteren Trabekelpartie (*Tr*) und der prootischen Gegend (*Pet*) gelegene Hohlraum von oben her abgeschlossen und dient zur Einlagerung des I. Trigeminus der auf der Figur irrthümlich mit *Fac* statt mit *Tg* bezeichnet ist.

Weiter nach vorn (Fig. 47) sieht man die in der vorigen Abbildung mit ' und *Tr* bezeichneten Abschnitte des Trabekels wieder vereinigt (Fig. 47 *Tr* bei \*) und zugleich wächst die dünne, bogenförmig geschwungene obere Partie desselben zu einem langen und starken Fortsatz aus, der unmittelbar in's Quadratum übergeht (*Qu*<sup>1</sup> und *Qu*). Ueber die grösste Circumferenz des Knorpelbogens legt sich schirmdachähnlich der mit *Pr*<sup>2</sup> bezeichnete Fortsatz des Parietale herüber (vergl. auch Fig. 1 *Pr*<sup>2</sup>); dieser ist daher, wenn man sich einfach auf die Präparation mit Loupe und Pincette beschränken wollte, auszubrechen, um eine klare Anschauung zu gewinnen. Unterlässt man das, so gewinnt man nur den Anblick von Fig. 1 und 2 *CC*.

Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass wir in dieser Verbindungsbrücke zwischen Trabekel und Quadratum keine neue Bildung, sondern nur eine excessive Entwicklung des bei Siren (Fig. 18 mit †) unterhalb von *As* bezeichneten Fortsatzes erblicken; eben dahin gehört auch der auf Fig. 17 mit † (hinter *As*) bezeichnete Knorpelpfeiler von Amphiuma. Hier wie dort schiebt sich diese hyaline Spange zwischen den I. Trigeminus einer und den II. und III. andererseits und ist in Erwägung dieser Thatsache mit vollem Recht mit einem Theil der Ala magna der höheren und höchsten Wirbelthiere zu parallelisiren. Ich will nicht unterlassen zu bemerken, dass ich bei Proteus nichts von dieser Verbindungsbrücke aufzufinden vermag. Die kegelförmig verbreiterte Basis des Trabekels (Fig. 47 *Tr*) ruht nach abwärts auf einem Fortsatz des Parasphenoids (*Ps*<sup>1</sup>) und ist lateralwärts mit dem den Abschnitt (*Qu*<sup>1</sup>) von unten her bedeckenden Pterygo-palatinum (*PP*) durch Bindegewebe (*Bg*) verbunden. Aus derselben Abbildung, welche auch das Gehirn

(Ge) sehr schön in situ zeigt, geht hervor, dass die ganze Schädelkapsel in dieser Gegend nur von Seiten des Parasphenoids (*Ps*) und der Parietalia (*P*, *Pr*<sup>3</sup>) gebildet wird und dass die hier sonst (mit Ausnahme von *Amphiuma*) allein in Betracht kommenden Schädelbalken RATHKE's gänzlich davon ausgeschlossen sind!

Von einem bei den meisten übrigen Urodelen von der Uebergangsstelle des Quadratum in den Trabekel (Alisphenoid) ausgehenden knorpeligen Pterygoid ist bei *Menobranchus* und *Proteus* nichts zu entdecken; ob man die am Vorderrand des fraglichen Knorpels (Fig. 1 *CC*) sitzende schwache Protuberanz als letzte Andeutung desselben betrachten kann, wage ich nicht zu entscheiden. Vergl. hierüber HUXLEY l. c.

Folgen wir nun den Trabekeln immer weiter in ihrem Lauf nach vorwärts, so sehen wir sie stets ihre Lage auswärts von dem Orbitalfortsatz des Scheitelbeins (Fig. 2 *Tr* und Fig. 40, 42 *Tr*) beibehalten. Kurz nach dem in Fig. 47 besprochenen Verhalten tritt eine zweite Oeffnung in ihnen auf, wodurch sie in der auf Fig. 42 durch die punctirten Linien \* \* angegebenen Art und Weise wie durchgeschnürt erscheinen. Ich habe versäumt, auf den durchtretenden Nerven ein genaueres Augenmerk zu richten, es kann sich aber wohl um keinen andern als den Opticus gehandelt haben.

In dieser Region wird die Knorpelmasse nicht mehr so weit von dem Parietale (*Pr*<sup>1</sup>) überlagert, wie wir dies weiter hinten gesehen haben, wohl aber tritt ein ähnliches Verhalten weiter nach vorn und zwar an der Stelle wieder auf, wo der auf Fig. 1, 2, 3 mit *AF* bezeichnete »Antorbital-Fortsatz« (HUXLEY, PARKER) nach aussen sich erstreckt (Fig. 40 *AF*). So innig auch die Verbindung desselben mit der Trabecular-Masse bei der Präparation mit Messer und Pincette erscheint, so wird man doch durch Querschnitte belehrt, dass zwischen beiden kein organischer Zusammenhang sondern nur eine durch fibröses Gewebe erzeugte Verbindung statt hat; dasselbe gilt auch für *Proteus*. Dazu kommt, dass sich dieser Fortsatz durch spärlicher angeordnete Intercellular-Substanz auch histologisch von der Trabekularmasse unterscheidet.

Trotzdem ist a priori ein früher bestandener continuirlicher Zusammenfluss beider Theile anzunehmen; dafür sprechen die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen und ebenso die Befunde an dem für sämtliche Urodelen typischen Verhalten des zum Antorbital-



fortsatz auswachsenden Trabekels. Zur weiteren Stütze sind die hierin sich genau ebenso verhaltenden Plagiostomen herbeizuziehen.

Auf der Abbildung 40 sieht man nun auch das Frontale zur Umschliessung der Schädelwand beitragen (*F*); zum grossen Theil kommt aber immer noch das Parietale in Frage und zwar ist es der äussere Theil der Schädeldecke und die sich immer schiefer richtende Seitenwand (*P*<sup>1</sup>), welche von ihm gebildet werden.

Basalwärts liegen das breite Parasphenoid (*Ps*) und aussen abwärts davon der Vomer (ist auf der Figur nicht näher bezeichnet) sammt dem Schädelbalken, sowie dem dem Antorbitalfortsatz zur Unterlage dienenden Pterygo-palatinum. Zugleich bemerkt man, dass der auf Fig. 42 noch senkrecht stehende Trabekel mehr und mehr abgeflacht ist und allmählig ein vollständig platt gedrücktes Aussehen erhält (Fig. 40 u. 41 *Tr*).

Von einer durch beide Antorbitalfortsätze gezogenen Linie an verlassen die Schädelbalken ihre bisherige Richtung und gehen unter plattenartiger Verbreiterung einwärts und vorwärts. Sie falzen sich dabei in eine tiefe Nische zwischen dem obgenannten Processus uncinatus des Stirnbeines (Fig. 2 *Pru*) und der Spitze (*F*) dieses Knochens fest ein (Fig. 5 *Tr*<sup>1</sup>) und werden im weiteren Verlauf vom Vomer und Parasphenoid von unten her gedeckt (Fig. 38 zwischen *F*, *Vo* und *Ps* Fig. 41). Dabei fliessen sie im Bereich eines durch die Hinterenden der aufsteigenden Zwischenkieferfortsätze gelegten Querdurchmessers des Schädels von beiden Seiten zu einer unpaaren Platte (Fig. 2 *Tr*<sup>1</sup>, Fig. 38 *Trba. Pl*) zusammen, und erinnern dadurch an jenen, entwicklungsgeschichtlich so wichtigen Vorgang der Bildung einer basalen Ethmoidplatte.

Dieser Zusammenfluss der Trabekel ist auch HUXLEY nicht entgangen und ebenso wenig die nur durch fibröses Gewebe erzeugte Verbindung des Antorbitalfortsatzes.

Von dieser basalen Ethmoidplatte tritt eine stielartige Fortsetzung des Trabekels in den Raum zwischen dem Alveolarfortsatz des Vomer, der Praemaxille und dem vordersten spitzen Ausläufer des Frontale (Fig. 2, 37 *Tr*<sup>2</sup>). Er schlägt an der Schnauzenspitze eine mediale Richtung ein, ohne dass ich jedoch mit Sicherheit angeben kann<sup>1)</sup> ob er mit seinem Gegenstück ringartig zusammenfliesst, oder ob beide durch eine Bindegewebslage von einander getrennt werden.

<sup>1)</sup> Die ersten Querschnitte von der Schnauzenspitze her sind mir missglückt.

Endlich noch ein Wort über die Anatomie des Cavum nasale, welches bei *Menobranchus* und *Proteus* durch einen, beim Abnehmen der Kopfhaut sehr leicht verletzbaren, wurstförmigen Sack zu Stande kommt (Fig. 1 *NK*). Die obere und die seitliche Wand des letzteren ist hyaliner Natur und von zahlreichen Oeffnungen durchbrochen, was bei der Betrachtung unter der Loupe einen zierlichen, netzartigen Eindruck hervorbringt. Für *Proteus* ist dies keine Neuigkeit, denn LEYDIG (Anat. histol. Untersuch. über Fische und Reptilien) lässt sich darüber folgendermassen vernehmen:

„Geht man an die mikroskopische Untersuchung, so stösst man auf eine äusserst zierliche Bildung, von der ich in den mir zugänglichen Büchern nirgends eine Erwähnung finde. Der Geruchssack steckt nämlich in einem sehr schön gegitterten Knorpelgerüst, das in seiner Configuration an den knorpeligen Brustkorb der *Cyklostomen* erinnert (Fig. 18 *b*). Es besteht gewissermassen aus zwei Längsleisten, einer oberen und einer unteren, die aber keineswegs denselben Durchmesser behalten, im Gegentheile sich bald plattenartig verbreitern, bald auch wieder von grossen Oeffnungen durchbrochen sind: von ihnen zweigen sich zahlreiche quere Aeste ab, die um den Geruchssack herum laufend, von beiden Seiten zusammenbiegen. Auf solche Art kommt ein gar elegantes knorpeliges Gitterwerk zu Stande, das den Geruchssack in sich trägt und von dem ich nicht weiss, ob es mit dem Skelet zusammenhängt oder was mir fast wahrscheinlicher ist, ganz von demselben isolirt ist.“

Diese Beschreibung passt ziemlich genau auch für *Menobranchus*, nur sind hier die Oeffnungen viel kleiner als bei *Proteus*, so dass die hyaline Substanz mehr zur Geltung kommt. Ferner ist der Knorpelsack an seinem Hinterende blasig aufgetrieben und ist hier durch starkes Bindegewebe, aber nicht durch Knorpel sowohl mit dem Antorbitalfortsatz, als der seitlichen Region des Stirnbeines innig verbunden.

Das schlitzartige äussere Nasenloch ist weit nach abwärts in die häutige Oberlippe verlegt, aus welcher letzterer der Nasensack überhaupt bei der Präparation förmlich herausgeschält werden muss. Ist das geschehen, so kann man ihn mit der Nadelspitze von der seitlichen Frontalgegend etwas abdrängen und wird dadurch gewahr, wie der fächerartig ausstrahlende Olfactorius (Fig. 1 *Olf* und Fig. 41 *Olf*) an 6—8 verschiedenen Stellen seine mediale Wand durchbohrt. Sein vorderes verjüngtes Ende überragt die Praemaxillargegend um ein gutes Stück und hat neben sich das Ende des

Ram. nasalis Trigemini (*Rn*). Es ist erstaunlich, wie gross die Nervenmasse ist, welche in der Circumferenz des Nasensackes unter der Haut getroffen wird. Sowohl an der medialen als lateralen Seite verlaufen zwei reichlich sich ramificirende Aeste des I. und II. Trigemini. Auf der FISCHER'schen Abbildung (l. c.) ist dies nur in sehr unvollkommener Weise und mit Verletzung einer Menge von Zweigen wiedergegeben.

Ich sagte früher, dass der Nasensack oben und seitlich von hyalinen Elementen gebildet sei; es ist dies, allerdings mit gewisser Beschränkung, auch auf die Unterseite auszudehnen. Letztere wird nämlich in ihrer weitaus grössten Ausdehnung nur von jenem starken fibrösen Gewebe gebildet, welches die ganze innere Auskleidung des Riechsackes darstellt. Es ist auf Fig. 1 bei *R<sub>s</sub>* sichtbar und der auf Fig. 41 mitgetheilte Querschnitt belehrt eines weiteren, dass von dem fibrösen Sack radienartige Verlängerungen in das Lumen hinein sich erstrecken (*Bg*), wodurch die dadurch emporgehobene Riechschleimhaut bedeutend an Flächenausdehnung gewinnt.

Ein Blick in die von oben geöffnete Riechblase zeigt die Schleimhaut zu einem baumartig verästigten Relief erhoben (Fig. 1, rechte Seite) und erinnert dadurch, wie das auch RUSCONI und LEYDIG für *Proteus* mit Recht betonen, an das Geruchsorgan mancher Knorpelfische, mit welchem überhaupt der ganze Apparat durch seine stark seitliche Anordnung am Schädel übereinstimmt. Eine solche findet sich sonst nirgends in der ganzen Urodelenwelt und was seine Lagerung direct unter dem Integument anbelangt, so ist einzig und allein *Siren lacertina* zum Vergleich herbeizuziehen.

Ueber die Genese dieses allen Knochenschutzes baaren Riechorganes, sowie über seine früher existirende oder nicht existirende Abhängigkeit von der Masse der Trabekeln resp. vom Antorbitalfortsatz, kann ich leider keine Auskunft geben, da es mir trotz aller Bemühungen nicht gelungen ist, Larven von *Menobranchus* oder *Proteus* zu erhalten.

Dass beim erwachsenen Thier die Verbindung mit dem übrigen Schädel nur durch Bindegewebe erfolgt, dass also bei ihm von keinem organischen Zusammenhang mit den Trabekeln die Rede sein kann, habe ich oben schon betont.

Was das Knorpelgerüst des *Proteus*-Schädels betrifft, so habe ich noch nachzutragen, dass bei ihm die Trabekelmasse nach rückwärts mit dem Labyrinthknorpel in keiner Verbindung steht sondern

einfach, wie bei den Spelerpes-Arten z. B. an das wohl verknöcherte Petrosum (proot. Region) stösst. Nach vorn von den Orbitalfortsätzen tritt eine kalkige Incrustation derselben auf, welche nur sehr locker den Knorpel umschliesst und mit der Nadel in zusammenhängenden Platten entfernt werden kann, wodurch jener frei zu Tage tritt. Diese perichondrostotische Verknöcherung fehlt Menobanchus.

Schliesslich sei noch erwähnt, dass die gegen die Praemaxillargegend sich erstreckenden, vordersten Ausläufer der basalen Ethmoidalplatte, einfach zugespitzt (wie zwei Schneckenhörner) auslaufen ohne eine Neigung zur Convergenz zu zeigen (Fig. 15 *Tr*<sup>2</sup>).

### Der Unterkiefer

besteht aus den vier Stücken, wie sie bei den Larven aller Urodelen wiederkehren, nämlich aus einem knorpeligen, der Cartilago Meckelii (Fig. 16 *MK*) und drei knöchernen: 1) dem Dentale (*De*) 2) dem Angulare (*Ang*) und 3) dem Operculare (\*). Nur das Dentale und Operculare tragen einspitzige Zähne und ihre Lage, sowie die der übrigen nur lose verbundenen Theile geht aus der Abbildung hervor.

## B. Cryptobranchiata.

### 3) *Amphiuma tridaactylum*.

Der Schädel (Fig. 7, 9, 17) ist lang und schmal und erinnert insofern an Proteus, obgleich er in seinem vorderen Bezirk lange nicht das spitze Aussehen zeigt wie letzterer. Was ihn aber sofort über die Phanerobranchiaten stellt, ist die mehr der transversellen genäherte Richtung des Suspensorium, welches bei jenen sowohl wie bei sämtlichen Larven der Urodelen direct nach vorn und nur wenig nach aussen gerichtet war. Dahin gehört auch noch eine Richtung des Pterygoidbogens und der zahntragenden Vomeropalatina, welche an die höheren Urodelenformen erinnert.

Die Knochen sind derb, compact und zeigen nur sehr vereinzelt jene bei Menobanchus so reich entwickelten Markhöhlen (vergl. Fig. 52—63). Was den Schädel aber von demjenigen sämtlicher andern Urodelen unterscheidet, das ist die enorme Länge und



zugleich die Schmalheit der Nasenhöhlen. Im übrigen besitzt er schon dieselbe Zahl der Knochen, wie der Schädel der andern Cryptobranchiaten und sogar mehr als der gewisser Salamandriden.

Während ich es bei Betrachtung des Kopfskeletes der Phanerobranchiaten für angezeigt erachtet habe, die Pars ossea und cartilaginea gesondert abzuhandeln, schlage ich hier, gezwungen durch die engen Beziehungen beider zu einander, einen andern Weg ein und beschreibe beide auf einmal. Es erweist sich dies auch schon aus dem Grunde als praktischer, weil der Knorpelschädel hier weit mehr reducirt und nicht als ein solch zusammenhängendes, für sich darstellbares Gebilde erscheint, wie dort.

Die Petroso-occipitalia sind in ihrem hinteren und vorderen Bezirk gut verknöchert; am letztgenannten Punkte bleiben nur die beiden Articulationsstellen für den Quadratknorpel hyalin. Im Bereich des Operculum setzen sich alle Labyrinthwände aus Knorpel zusammen, so dass man ganz den Anblick des Menobranchuschädels (Fig. 50) bekommt. Nach rückwärts davon liegen die durch eine stattliche basi-occipitale Knorpelplatte getrennten (Fig. 9 *Ob*), weit nach hinten ausspringenden Occipitalcondylen (*Cocc*); auswärts von ihnen, in der lateralen Occipitalgegend liegt das Vagusloch (*Vg*). Nach oben vom Hinterhauptsloch stossen die Petroso-occipitalia mit breitem Rand zusammen und überragen so um ein Beträchtliches den Hinterrand der Parietalia. Unmittelbar unter der Stelle ihres Zusammenstosses liegt eine sehr ansehnliche hyaline Supraoccipitalspange, welche auf der Figur 7 von den beiden Knochen (*Os*) bedeckt wird, somit nicht sichtbar ist.

Die Scheitelbeine (Fig. 7 *P*) stossen in der Medianebene unter Bildung einer scharf vorspringenden Kante zusammen; eine solche, nur in viel grösserem Massstab erhebt sich am Aussenrand dieser Knochen und erstreckt sich nicht nur über die vordere Hälfte der Labyrinthkapsel hin, sondern geht in gewaltigem Bogen in die Augenhöhle herab, wo sie wie ein stark gekrümmter Vogelschnabel den Orbitalfortsatz des Parietale nach hinten, gegen die prootische Gegend zum Abschluss bringt (Fig. 17 *Prpa* \*). Medianwärts von dieser Crista findet sich auf der Dorsalseite des Scheitelbeines eine tiefe Furche, welche einem von der Nackengegend kommenden Muskel resp. dessen ausserordentlich starker Sehne zur Aufnahme dient. Diese erhält von Seite der vogelschnabelähnlichen Protuberanz ihre Führung in die Augenhöhle herab und erreicht die Spitze des Angulare, documentirt sich somit als Kaumuskel (*Temporalis*?).

Abgesehen davon, dass sich die Parietalia durch einen starken Orbitalfortsatz (Fig. 17 *Prpa*) an der Herstellung der seitlichen Schädelwand betheiligen, schicken sie auch, ähnlich wie die Phanerobranchiaten, einen das Stirnbein seitlich flankirenden Fortsatz am oberen Orbitalrand bis zum Präfrontale nach vorn (Fig. 7).

Die Frontalia erstrecken sich sehr weit nach vorn und tragen auf ihrem hinteren Bezirk eine schräg von aussen und vorn nach hinten und einwärts ziehende Muskelleiste (Fig. 7) zwischen den beiden *F*. — Ueber eine an ihrer Unterseite als Lamina cribrosa fungirende knöcherne Ringbildung will ich mich erst aussprechen, wenn ich die Topographie des Schädelcavums an der Hand von Querschnitten behandle.

In einen zwischen den Vorderenden der Stirnbeine befindlichen Schlitz ist die lange Pars ascendens des unpaaren Zwischenkiefers eingelassen (Fig. 7 *Pmx*). Nach auswärts von diesem liegen die Deckknochen der Nasenhöhle: das Präfrontale (*Pf*), das Nasale (*N*) und nach aussen von diesen endlich das einen kräftigen Fortsatz nach rückwärts sendende Maxillare (*M* Fig. 7 und 17), welches überdies noch mit einem sehr grossen Nervenloch für den Trigeminus versehen ist (Fig. 7, 17 *n'*). Alle diese Deckknochen der Nasenhöhle begegnen uns beim Salamandridenschädel wieder und zwar stimmen sie damit in formeller wie in topographischer Beziehung fast vollkommen überein.

Bei der Betrachtung von unten imponiren vor Allem die auf den Alveolarfortsätzen des Zwischen- und Oberkiefers sitzenden einspitzigen Zähne. Ihre Anordnung wird von den auf zwei langen, dünnen Lamellen sitzenden Vomeropalatin-Zähnen repräsentirt und so erweckt der Kiefer- und Gaumenbogen den Eindruck zweier, ineinander steckender bezahnter Pfeilspitzen, die mit dem spitzen Ende nach vorwärts gerichtet sind (Fig. 9 *M*, *Pmx* und *Vop*). Da wo die Vorderenden der Vomeropalatina (*Vop*) in der Mittellinie zusammenstossen, ragt ein conisch gestalteter Knorpelzapfen vom Boden der Nasenhöhle in die Schleimhaut des Mundes herab, von welcher er einen Ueberzug erhält.

Der Gaumenfortsatz des Oberkiefers liegt nicht in seiner ganzen Länge dem lateralen Rand des Vomeropalatinum dicht an, sondern ist nach hinten zu eine ziemliche Strecke von ihm abgebogen, wodurch ein nach vorn spitz auslaufender Spaltraum entsteht, welcher auch schon HYRRL (Cryptobr. jap. Schediasma anat.) aufgefallen ist. Er lässt sich folgendermassen darüber vernehmen: »Praeterea mi-

rum hoc animal id sibi privum habet, quod aperturae narium palatinae, nullis palati ossibus circumscribuntur, sed in ipsa illa membrana fibrosa collocatae sint, quae ossa pterygoidea cum ossibus maxillaribus superioribus conjungit<sup>a</sup>.

Es hat also der Wiener Anatom ganz richtig gesehen, wenn er sagt, dass jener Spaltraum von fibrösem Gewebe erfüllt sei, nur hat er versäumt, hinzuzusetzen, dass nur die ventrale Circumferenz der Choanen von fibrösem Gewebe gebildet werde, während sich an der dorsalen eine, wie ich weiter unten zeigen werde, von den Trabekeln abstammende Knorpelmasse befindet (Fig. 7, 9, 17 *AF*). Diese ist mit dem Antorbitalfortsatz der übrigen Urodelen homolog und ist von dem Nervus nasalis Trigemini durchsetzt.

Der spitze Winkel, den die Vomeropalatina miteinander erzeugen, wird durch eine dolchförmige, spitze Knochenlamelle halbirt (Fig. 9 *Pmx*<sup>1</sup>), welche dem Zwischenkiefer angehört. Es kommt also dieser Knochen bei *Amphiuma* noch eine grosse Strecke auf die Ventralseite des Parasphenoids zu liegen, ein Verhalten, das ich unter sämtlichen Urodelen als einzig dastehend bezeichnen muss. Ich habe die Praemaxille deshalb noch extra von der Seite dargestellt und man wird erkennen, dass man an ihr einen zahntragenden, vom Nasenast des Trigemini durchsetzten Alveolarfortsatz und eine als Nasenseptum fungierende sagittale Lamelle unterscheiden kann (Fig. 20 *Spo*). Letztere zeigt sich von hinten her tief ausgeschnitten, wodurch sie in zwei nach rückwärts gehende Fortsätze zerfällt, wovon sich der eine auf die Schädeloberfläche zwischen beide Stirnbeine hinein fortsetzt, während wir den anderen an der Schädelbasis ventralwärts vom Parasphenoid getroffen haben (Fig. 9 *Pmx*<sup>1</sup>). Der Ausschnitt in der Septalplatte wird am frischen Schädel von Hyalinknorpel ausgefüllt und nach unten davon (Fig. 20 \*) schiebt sich das Parasphenoid ein.

Letzteres (Fig. 9 *Ps*) ist ein grosser, ventralwärts schwach convexer, lamellöser Knochen, der sich nach vorn stark verjüngt, wobei er sich in zwei feine Spitzen gabelt, welche seitlich und oben von dem Gaumenfortsatz des Zwischenkiefers gelagert sind.

An der Bildung des Foramen occipitale beteiligt er sich so wenig als die Scheitelbeine und hört vielmehr vor dem basi-occipitalen Knorpel quer abgestutzt auf, nachdem er zuvor in einer den Suspensorial-Apparat durchsetzenden Querlinie seine grösste Breite erreicht hatte.

Diejenige Partie des Trabekels, welche die Autoren mit Orbito-



sphenoid (Fig. 17 *Os*) bezeichnen, wird nur durch eine ganz kurze Ossificationszone repräsentirt, welche zwischen dem Orbitalfortsatz des Parietale und dem Parasphenoid gelagert ist. Sie ist hinten höher, theiligt sich also hier stärker an der Herstellung der seitlichen Schädelwand, als vorn, wo sie sich keilartig zuspitzt, so dass ihr hier andere benachbarte Knochen bei der Herstellung des Schädelrohres zu Hülfe kommen müssen. Es sind dies — *mirabile dictu!* — die *Vomero-palatina*, welche einen unter rechtem Winkel vom übrigen (*Pars palatina*) Knochen abgehenden Fortsatz am vordersten Bezirk der inneren Orbitalwand emporsenden. Dieser *Processus orbitalis* verbindet sich unter Bildung einer Schuppennaht nicht nur mit dem vordersten zugespitzten Ende des *Orbitosphenoid's*, sondern, wie später noch klar werden wird, auch mit dem Stirnbeine. Auf der Figur 17 ist dies Alles nicht sichtbar, weil dort das Vorderende des *Orbitosphenoids* vom Antorbitalfortsatz (*AF'*) überlagert wird; dagegen werden die später zu betrachtenden Querschnitte alles klar legen.

Was endlich den *Suspensorium*-Apparat anbelangt, so ist er ganz nach demselben Typus construirt, wie er uns bei den übrigen *Cryptobranchiaten* und *Salamandriden* entgegentritt.

Die starke Quadratverknöcherung (Fig. 7, 9, 17 *Qu*) stützt sich durch einen langen Knorpelpfeiler (Fig. 17 hinter *Tp*) auf die prootische Gegend. Dabei gabelt sich das proximale Ende in ganz ähnlicher Weise, wie bei den *Phanerobranchiaten*, so dass der eine Knorpelschenkel mit dem basalen, der andere mit dem lateralen Theil der prootischen Region in Verbindung tritt. Die Gelenkfläche des Quadratum für die Mandibel ist ein von wulstigen Lippen umgebenes, ausgehöhltes Dreieck (Fig. 9 *Qu*). An den inneren Winkel schliesst sich das säbelförmig geschwungene *Pterygoideum osseum* (Fig. 7, 9, 17 *Pt*) an; es ist dies ein sehr dünner Knochen, welcher den viel mächtigeren nach rückwärts mit der *Pars hyalina* des Quadratum zusammenhängenden cartilaginösen Theil des Flügelbogens an Länge und Breite lange nicht erreicht (Fig. 7, 9, 17 *Ptc*).

Während nämlich letzterer mit seiner nach vorwärts auswärts schauenden Spitze sogar die hintersten Enden der Maxillarspangen noch überragt, erstreckt sich der knöcherne Theil des *Pterygoids* nur bis zur Mitte einer den Orbitalboden durchziehenden Längsaxe. Dass der knorpelige Flügelbogen in der Nähe seines breiten Ursprunges vom Quadratum mit demjenigen Theil des knorpeligen Schädel-



balkens, welchen man bisher mit dem Namen Alisphenoid oder *Ala magna* (Fig. 9. 17 *As*) zu bezeichnen gewohnt war, durch einen auch bei den Phanerobranchiaten vorkommenden Knorpelpfeiler (Fig. 17 † hinter *As*) zusammenhängt, habe ich schon oben mitgeteilt; eben daselbst machte ich auch auf die Beziehungen desselben zum Trigeminusloch aufmerksam.

In dem Squamosum (Fig. 7, 9, 17 *Tp*) sehen wir einen die Quadratreion zum grössten Theil von aussen deckenden Knochen vor uns. An der seitlichen Labyrinthwand emporsteigend breitet er sich an der oben erwähnten lateralen Parietalerista schuppenartig aus und liegt ihr mit gezähntem Rand (Fig. 17 zwischen *Tp* u. *P*) dicht an. Dabei zieht sich die Lamelle nach hinten in einen langen Fortsatz aus (*Tp*<sup>1</sup>), welcher bis zur hintersten Kante der Regio opisthotica reicht und nur noch von den Occipitalcondylen nach rückwärts überragt wird.

Zur Erläuterung des bis jetzt über die Schädelverhältnisse von *Amphiuma* Vorgebrachten erachte ich es für passend, die dargestellten Querschnitte Fig. 52 bis 63 einer kurzen Besprechung zu unterwerfen. Erst an der Hand der letzteren wird es möglich sein, von den in den Aufbau des Schädelrohres eingehenden Constituentien eine klare topographische Vorstellung zu gewinnen.

Was zunächst die Figur 52 anbelangt, so sehen wir hier die durch den homogenen, unpaaren Zwischenkiefer (*Pmc*) dargestellte internasale Septalwand, welche die ganze Schädelhöhe in sagittaler Richtung durchsetzt und ein schwächeres oberes und ein stärkeres unteres aufgetriebenes Ende besitzt. Die Mittelpartie ist sanduhrförmig eingeschnürt und lässt keine Spur einer Intermaxillar-Höhle und -Drüse erkennen, wie wir dies bei allen Salamandriden ohne Ausnahme zu beobachten Gelegenheit haben werden. Am unteren Ende des Knochens treffen wir einen langen Knorpelzapfen (*KZ*), der durch Bindegewebe mit jenem verbunden ist (*Bg*). Ueber seine Bedeutung später. Das Auftreten dieses Gebildes beweist uns, dass der Vorderkopf wenige Millimeter hinter seinem Schnauzenende in einer Querlinie getroffen ist, welche kurz hinter die Stelle des Zusammenstosses der Alveolarfortsätze vom Ober- und Zwischenkiefer fällt (vergl. Fig. 9). In Folge dessen erscheint seitlich im Querschnitt die Maxille (*M*) mit ihrem Zahn- und Gaumenfortsatz, während das Cavum olfactorium von oben her durch das Nasale (*N*) gedeckt wird. Die innere Auskleidung wird oben, aussen und unten

von Hyalinknorpel hergestellt; medianwärts fehlt dieser und an seiner Stelle findet sich eine Drüsenlage (*Dr*).

Zwei Querschnitte weiter nach hinten treffen wir die Verhältnisse bis auf einen einzigen Punct unverändert. Dieser betrifft den basalen Knorpelzapfen, der sich nach oben napfartig ausgehöhlt und seitlich in zwei Fortsätze getheilt hat, mit welchen zwei, annähernd cubisch gestaltete Knochenstücke in sehr enge Verbindung getreten sind (Fig. 53 *Vp*). Es sind dies die knopfartig angeschwollenen Vorderenden der Vomeropalatina, vielleicht auch der Vomer allein. Zugleich hat sich der Knorpelzapfen (*KZ*) stark verbreitert und nimmt sich aus, wie ein für die Praemaxille bestimmtes Piedestal.

Im nächsten Schnitt ist er verschwunden und die zwei Hälften der Vomeropalatina (Fig. 54 *Vp*) sind an beide Seiten des in seinem Mittelstück bedeutend verjüngten Zwischenkiefers (*Pmx*) gerückt. Nach aussen von ihnen treffen wir auf das oben erwähnte, schwarz gemalte Bindegewebe (*Bg*), welches die Vomeropalatin-Bögen von den Gaumenfortsätzen der Maxillaria (*M*) trennt. (Vergl. auch Fig. 9 *Lgt.*)

Je weiter man mit den Schnitten nach hinten vordringt, desto mehr zeigt sich das Mittelstück des Praemaxillare verjüngt, bis es endlich ganz durchgeschnürt wird (Fig. 55 *Pmx*) und in ein dorsales (*Pmx*) und ein ventrales Stück (*Pmx*<sup>1</sup>) zerfällt.

Einstweilen hat sich auch aussen davon der Nasenraum mit Knorpelplatten umkleidet, welche von der Ventral- und Dorsalseite auswachsend anfangs an der Durchschnürungsstelle getrennt sind (Fig. 55), bald aber (Fig. 56) in der Mittellinie einander entgegenwachsen und so eine Xförmige Figur mit kürzeren oberen und längeren unteren Schenkeln darstellen. Die Verbindungsstelle beider Hälften des X dient zugleich auch als hyaline Commissur zwischen dem dorsalen und ventralen Stück des Praemaxillare (\*). Wir befinden uns also bereits in einer Region des Vorderkopfes, in der das Internasal-Septum theils aus knöchernen theils aus knorpeligen Elementen sich aufbaut. Zugleich haben sich die Vomero-palatina (*Vp*) verbreitert und die Vorderenden der Frontalia schicken einen schräg zwischen dem Nasenbein und dem dorsalen Stück des Zwischenkiefers sich einkeilenden Fortsatz ab (Fig. 56 *F*).

Man vergleiche damit auch Fig. 20, wo allerdings vom Knorpel des Cavum nasale Nichts erhalten ist, als die Septalplatte (*Scs*). Auch stehen die Knochen in keinen ganz richtigen appositionellen Verhältnissen, insofern der mit (*Spo*<sup>1</sup>) bezeichnete Fortsatz des Stirn-

beines (*F*) hinter die Knorpelwand (*Sca*) geschoben sein sollte. In Folge davon würde dann auch der dorsale Abschnitt des Zwischenkiefers auf diejenige Seite des Stirnbeines zu liegen kommen, welche ich mit *F* bezeichnet habe. Dass zwei Knochen bei Sprengung des Schädels nur durch einen glücklichen Zufall in ihrer natürlichen Lage bleiben, ist selbstverständlich und gerade bei meinem Präparat war dies nicht der Fall und so musste ich die topographischen Verhältnisse nachträglich zu reconstruiren versuchen, was gerade keine leichte Aufgabe ist, wenn man nur einen einzigen Schädel zur Verfügung hat. So hat sich denn der Irrthum auf Figur 20 eingeschlichen und die Abbildung war bereits lithographirt, als es mir ein halbes Jahr später gelang, noch ein zweites Exemplar von *Amphiuma* zur Verfügung zu erhalten. Durch die davon erhaltenen Querschnitte bin ich nun in den Stand gesetzt, meinen Fehler im obgenannten Sinne wieder gut zu machen.

Erwägt man nun, dass im vordern Nasenraum nur an der oberen und unteren Seite eine Knorpelauskleidung existirt, und dass sie weiter nach hinten erst da auftritt wo die Knochensubstanz des Zwischenkiefers mehr und mehr zu schwinden und sich endlich ganz abzuschnüren beginnt, so liegt der Gedanke nicht fern, dass man in letzterem Knochen eine Composition morphologisch ungleichwerthiger Elemente zu erblicken hat. Es ist eine von allen Seiten constatirte Thatsache, dass der Zwischenkiefer mit seinem aufsteigenden und seinem Alveolarfortsatz ein sehr früh auftretender Deckknochen ist; ferner habe ich das Auftreten einer basalen Ethmoidplatte als Product der Trabekel-Congrescenz, sowie die secundäre Erhebung derselben zu einem Internasal-Septum als für viele Urodelen charakteristisch hingestellt. Hält man diese Thatsachen mit der Configuration des Zwischenkiefers von *Amphiuma* zusammen, so wird man mir wohl beipflichten, wenn ich denselben als aus Hautknochen (die aufsteigende, zwischen die Vorderenden der Stirnbeine sich einlagernde Portion Fig. 7) und perichondrostotischen Knochen (nasale Verdickung sammt Septum internasale) entstanden ansehe. Mit andern Worten: der anfangs nur aus einer aufsteigenden und einer Alveolar-Portion bestehende Zwischenkiefer hat sich erst secundär (durch perichondrost. Umwachsung) mit dem früher durchweg hyalinen Nasenseptum verbunden. Dieser Vorgang steht, wie die VROLIK'schen Untersuchungen am Teleostierschädel gezeigt haben, in der Anatomie des Schädels nicht vereinzelt und ich werde auf ein ganz ähnliches Vorkommniss bei Betrachtung der

Stirnbeine von *Amphiuma* und anderen Urodelen hinzuweisen haben.

Sehen wir nun wie sich die Verhältnisse an den Querschnitten weiter nach hinten am Vorderkopfe gestalten:

Das ventrale und dorsale Stück des Praemaxillare schwindet immer mehr und der knorpelige Abschnitt der Nasenscheidewand gewinnt dadurch an Höhe (Fig. 56, 57, 58 \*) während auf der andern Seite ein Schwund der knorpeligen Nasenkapsel zu constatiren ist. Am längsten erhält sich letztere noch auf dem Boden, bis sie schliesslich auch hier so weit gegen die Medianebene hin reducirt wird, dass der ganze Knorpelreichthum des Vorderkopfes in dieser Gegend nur durch ein mit gleich langen Schenkeln ausgestattetes X repräsentirt ist (Fig. 58 \*). Gleich darauf tauchen unter erneuter Verbreiterung der unteren Schenkel des X rechts und links von dem immer mehr schwindenden Basalstück des Zwischenkiefers (Fig. 57 *Pmx*<sup>1</sup>) die beiden vordersten Spitzen des Parasphenoidschnabels auf (*Ps Ps*). Sie liegen in dem starken fibrösen Gewebe (letzteres ist auf sämtlichen Figuren nur schematisch dargestellt), das das Vomero-palatium und die Praemaxille mit dem unteren Schenkel des X verbindet. Die Figur 57 zeigt fernerhin, dass die absteigenden Fortsätze des Stirnbeines (*F*) immer weiter an der Aussenfläche des oberen jetzt schon stark reducirten Zwischenkieferstückes nach abwärts wandern.

Viel weiter gediehen sind sie schon in dem einige Millimeter weiter rückwärts liegenden Querschnitt (Fig. 59 *S F*), wo sie an Stelle des bis auf die ethmoidale Basalplatte (\*) geschwundenen Septum treten, und gewissermassen eine neue Nasenscheidewand erzeugen. Mit letzterem, wie auch mit dem oberen Praemaxillarstück (*Pmx*) sind sie durch Bindegewebe verlöthet.

Die Nasenhöhlenknorpel sind auf die auswärts von ihnen liegenden kleinen Streifen reducirt. Zwischen der ethmoidalen Basalplatte und dem unteren Zwischenkieferstück (*Pmx*<sup>1</sup>) sind die mit letzterem fibrös verbundenen Parasphenoidspitzen zu einer unpaaren, dünnen, von unten her stark eingebauchten Platte (*Ps*) zusammengewachsen.

Ich verhehle mir nicht, dass diese Lagebeziehungen zwischen der basalen Ethmoidalplatte einer- und dem durch das Parasphenoid von ihr getrennten unteren Praemaxillarstück andererseits sehr lebhafte Bedenken gegen die von mir oben versuchte Identificirung des letzteren mit einer ursprünglich weiter nach vorn gehenden basalen



Ethmoidplatte erwecken können. Es mag deshalb vielleicht gerechtfertigter erscheinen, das fragliche Praemaxillarstück als Deckknochen des Mundhöhlendaches anzusehen und es mit den »Gaumenplatten« des Zwischenkiefers anderer Urodelen, der Tritonen z. B. in eine Parallele zu setzen. Damit ist dann aber der auf den ersten Querschnitten geschilderte Knorpelzapfen (Fig. 52, 53 *KZ*) um so unerklärlicher geworden, während er bei Aufrechterhaltung der zuerst geäußerten Ansicht einfach als ein von seinem Mutterboden d. h. dem Vorderende der basalen Ethmoidplatte, abgeschnürtes Gebilde aufgefasst werden könnte.

Ueber alle diese Zweifel kann nichts hinweghelfen als die längst ersehnte Entwicklungsgeschichte dieses Cryptobranchiaten. Glücklicherweise das Material dazu zu Gebote steht!

Weiter nach hinten verlängern sich die in Fig. 59 mit *SF* bezeichneten Stirnfortsätze immer mehr gegen das Parasphenoid hinunter und bleiben schliesslich nur noch durch die sehr dünn gewordene ethmoidale Basalplatte von ihm getrennt. Beide Hälften werden durch straffes Bindegewebe so fest aneinander geheftet, dass nirgends ein Spaltraum zwischen ihnen existiert. Auf der Figur 59 ist dies Bindegewebe der Deutlichkeit wegen entfernt, was ich ausdrücklich bemerken will.

Während sich das Parasphenoid nach hinten immer mehr verbreitert, erscheint das untere Praemaxillarstück (*Pmx*<sup>1</sup> Fig. 60) endlich nur noch als kleiner Punct; auch der obere Abschnitt des Knochens (*Pmx*) ist sehr reducirt; zugleich ist der Nasenhöhlenknorpel auf das in der Figur 60 am Dach des Cavum nasale liegende Restchen reducirt.

Zwischen den Querschnitten 59 u. 60 liegt nur ein einziger auf der Tafel nicht abgebildeter dazwischen, so dass man sehr erstaunt sein wird in der Figur 60 plötzlich ein weites, einzig und allein von den Stirnbeinen hergestelltes, vom Olfactorius durchsetztes (*Ol*) Schädelrohr vor sich zu sehen.

Hätte ich nicht Gelegenheit gehabt, vorher einen Schädel unter der Loupe zu präparieren resp. zu sprengen, so hätte ich mir, einzig und allein auf die Querschnitte angewiesen, dieses Phänomen nicht erklären können. Beide Untersuchungsmethoden completieren sich nun hierin in so vorzüglicher Weise, dass ich vollständig darüber in's Klare gekommen bin.

Es handelt sich nämlich, wie am besten aus der Figur 20 *F* ersichtlich ist, um eine an der Unterfläche der vorderen Stirnbeingegegend

auftretende Knochenzwinge, deren mediale Circumferenz (*Spo*<sup>1</sup>) vorn und einwärts, und deren laterale mehr nach hinten auswärts gelagert ist (letztere ist auf der Figur hinter *Folf* dunkel schattirt). Beide stehen parallel zur Medianebene und sind unten gegen die Schädelbasis zu durch eine schmale knöcherne Commissur in Verbindung.

Aus dieser eigenartigen Construction der Knochenzwinge wird sofort klar, dass auf keinem Querschnitt beide Wände derselben auf einmal getroffen sein können, sondern dass immer nur eine in Betracht kommen kann; demgemäss wird dies, wenn man von der Schnauzengegend herkommt, zuerst die innere sein müssen (Fig. 59 *S F*).

Kommt man, immer weiter rückwärts gehend, in den Bereich der vorderen (inneren) Circumferenz des auf Fig. 60 mit *Folf* bezeichneten Loches, so hört plötzlich die mediale Wand der Zwinge (hinterster Theil des Nasenseptums) auf, und man steht vor einem weit geöffneten, vom lateralen Zwingenrand begrenzten Cavum. Es ist dies der vorderste Abschnitt der Schädelhöhle, welche hier einzig und allein vom Stirnbein begrenzt und wie schon erwähnt von den beiden Olfactorii (Fig. 60 *Ol*) eingenommen wird.

Ganz abgesehen von diesen morphologischen Eigenthümlichkeiten des Schädelrohres ist es vor allem seine weite Ausdehnung zwischen beide Nasenhöhlen hinein, die mir bemerkenswerth erscheint und für die ich keine ähnliche Bildung in der Anatomie des Amphibien- und Reptilienschädels aufzufinden vermag. Am meisten erinnert noch daran das im Larvenstadium sehr weit nach vorn gehende Schädelcavum aller Urodelen. (Vergl. auch BORN l. c.)

Der vorderste Abschnitt der Hirnkapsel fungirt hier geradezu als ein mit einer geräumigen Höhle versehenes Septum nasale.

Die in dieses gemeinsame Cavum eingelagerten Olfactorii werden erst weiter nach vorn, bei Beginn der medialen Zwingenwand (Fig. 59 *S F*) von einander geschieden und strahlen in die zugehörigen Nasenkapseln aus.

Basalwärts schliessen sich die Stirnfortsätze (äussere Wände der Zwinge, Fig. 60 *F*<sup>1</sup> a u. *a'*) in der Mittellinie beinahe vollkommen zusammen und werden durch Bindegewebe (*Bg*) mit der schon etwas eingeschnürten ethmoidalen Basalplatte (*b*) verlöthet, unter dieser findet sich das Parasphenoid und aussen davon die Vomero-palatina.

Bei der Bildung des Nasendaches kommt ausser der Maxille und dem Frontale auch noch das Praefrontale (*Pf*) in Frage.

Die ethmoidale Basalplatte verbreitert sich nach hinten zu immer mehr, schnürt sich aber schliesslich in der Mitte durch und die lateralwärts rückenden Endplatten (Trabekel) derselben werden durch Bindegewebe verbunden. Zugleich dienen letztere den einstweilen ebenfalls lateralwärts gerichteten senkrecht absteigenden Stirnfortsätzen, wie hyaline Postamente, zur Unterlage. Bald aber rücken die Processus frontales noch mehr nach aussen und verkürzen sich zugleich so stark, dass sie für sich allein nicht mehr zur Herstellung der seitlichen Schädelwand ausreichen und von einer andern Seite her ergänzt werden müssen. Dies geschieht durch die emporwachsenden Vomero-palatina (Fig. 61 *Vp*). Die lateralen Theile der ethmoidalen Basalplatte (*a* und *a'*) sind nun ganz ausser Bereich des Frontale gerückt und werden von dem Orbitalfortsatz der Vomero-palatina von aussen her umgriffen. Erst mit dem Auftreten dieser Verhältnisse sind wir hinter den Nasenhöhlen im Bereich des vordersten Bezirkes der Augenhöhlen angekommen.

Wir stehen hier also, ähnlich wie bei Menobranchus, vor der merkwürdigen Thatsache, dass das ganze Schädelrohr einzig und allein von Deckknochen aufgebaut wird, und zwar ist dies in einer Gegend der Fall wo sonst das sogenannte Orbitosphenoid am allermeisten dabei in Betracht kommt. Von diesem ist nun hier gerade gar nichts zu erblicken und erst viel weiter nach hinten sehen wir es auf folgende sehr merkwürdige Art zu Stande kommen.

Als rückwärts in die Orbita sich fortsetzender Ausläufer des letzten kleinen Restes der hyalinen Nasenkapsel (Fig. 60 unterhalb *F* und *Pf*) erscheint auswärts von dem senkrecht absteigenden Orbitalfortsatz des Stirnbeines (Fig. 61 *F*) ein auf dem Querschnitt oval erscheinender Knorpelbalken (*AF<sup>I</sup>*), der einen zweiten, ähnlich gestalteten auswärts vom Orbitalfortsatz des Vomero-palatinum liegenden neben sich hat (*AF*).

Letzterer stammt nicht aus der Nasenkapsel sondern kommt erst von der vorderen Orbitalgrenze an unter das Messer; ich kann denselben seiner Lage zur Choane (*Ch*) nach für nichts anderes erklären, als für einen Antorbital-Fortsatz im Sinne desjenigen aller übrigen Urodelen.

In den 3—4 nächsten Querschnitten sieht man nun, wie der Knorpelkörper (*AF<sup>I</sup>*) immer näher gegen den absteigenden Fortsatz

des Stirnbeines heranrückt, letzteren endlich von aussen her sardellenförmig eindrückt und schliesslich vollkommen durchschnürt, um nun selbst mit einer zarten Knochenrinde umgeben an seine Stelle zu rücken und sich mit dem Rest der ethmoidalen Basalplatte in Verbindung zu setzen. Um diesen hat sich einstweilen ebenfalls eine Ossificationszone gebildet und wir haben damit nun wieder die schönste Illustration eines perichondrostotischen Verknöcherungsprocesses, welcher zur Herstellung jenes oben schon erwähnten keilförmigen Orbitosphenoids führt. Dieses tritt nun an die Stelle des orbitalen Stirn- und Pflugschar-Gaumenbein-Fortsatzes und bildet auf eine ziemlich weite Strecke das einzige Knochenelement in der seitlichen Schädelwand. Dabei erhalten sich die auf Fig. 62 mit \* \* bezeichneten Knorpelmassen fast bis zuletzt und erst mit dem Eintritt des Parietale in die Begrenzung der seitlichen Schädelhöhle tritt eine am oberen Abschnitt beginnende Resorption derselben auf. Zugleich ist der Antorbitalfortsatz (Fig. 61 *AF* und 62 † † immer näher gegen den nun knorpelfreien, basalen Abschnitt des Orbitosphenoids herangerückt (Fig. 63 †), hat schliesslich sogar die äussere Wand desselben eingedrückt und kommt schliesslich vollkommen in's Innere zu liegen. Somit gewinnt dieser Abschnitt des Schädelbalkens bald Knorpel Elemente, bald verliert er sie wieder.

Kommt man mit den Querschnitten in den Bereich derjenigen Partie der Schädelbalken, welche man mit *Ala magna* zu bezeichnen gewohnt ist, so tritt wieder die hyaline Substanz mehr und mehr in den Vordergrund.

Ueber die bis zum Foramen occipitale fallenden Querschnitte habe ich zu dem früher Gesagten Nichts beizufügen.

Recapituliren wir kurz die durch die Querschnitte uns klar gewordenen Schicksale der Trabekular-Masse und fassen sie zu einem übersichtlichen Bilde zusammen!

Nachdem die seitlichen Schädelbalken in der vorderen Orbitalregion angelangt sind, beginnt der äussere Rand des Stirnbeins einen senkrechten Fortsatz nach abwärts zu senden, welcher die am meisten nach vorn gelegene, nur in der Mitte ossifizierte Partie des Trabekels unter sehr spitzem Winkel trifft und in ein unteres und oberes Stück auseinander wirft. Zugleich verschwindet jegliche Knochen-substanz des Trabekels; der untere Knorpel desselben legt sich jederseits durch Bindegewebe mit seinem Gegenstück verbunden auf die Dorsalseite des Parasphenoids und zieht auf ihm nach vorn bis sich endlich beide Hälften zu einer unpaaren Platte unterhalb des



Zusammenflusses der senkrechten Stirnbeinfortsätze mit einander vereinigen (Fig. 60 b).

Von dieser Platte nun wächst weiter nach vorn ein sagittaler Knorpelbalken (Fig. 57 \*) in die Höhe und gabelt sich in gleicher Weise, wie die ursprüngliche Knorpelplatte in zwei divergierende Schenkel. Während diese zwei Schenkelpaare das Cavum nasale in dorsaler und ventraler Richtung immer weiter umgreifen wird ihre sagittale Commissur von dem oberen und unteren Stück der Praemaxille (Fig. 56 *Pmx* und *Pmx*<sup>1</sup>) immer mehr durchwachsen und endlich ganz durchgeschnürt (Fig. 52).

Dass auch der durch den senkrechten Stirnfortsatz abgeschnürte dorsale Knorpelabschnitt des Trabekels mit der knorpeligen Nasenkapsel zusammenhängt, habe ich oben schon angeführt.

Es bleibt mir nur noch zu bemerken, dass auch der Antorbitalfortsatz ein weit hinten schon abgehendes Auswachsproduct des Schädelbalkens ist.

### Der Unterkiefer

besteht, wie bei den Salamandriden aus den drei bekannten Knochen: dem Dentale, Angulare und Articulare (Kopf des MECKEL'schen Knorpels). Letzterer ist stark verknöchert und ist, wie dies auch anderwärts vorkommt, mit dem Angulare synostotisch verbunden. Die im Dentale vorkommenden Zähne zeigen eine conische Form und sind einspitzig.

#### 4) *Menopoma Alleghaniense* und *Cryptobranchus japonicus*.

Diese beiden Molche sind weit besser studirt als die andern, von mir bisher beschriebenen Formen. So finden sich Abhandlungen über *Menopoma* in der Isis, 1821 und 1832 von HARLAN, BARTON, LEUCKART, CUVIER<sup>1)</sup> und MITSCHILL; weitaus die genaueste aber entstammt der Feder von A. F. J. C. MAYER (Analecten f. vergl. Anat.). Dennoch lassen die beigegebenen Abbildungen sowohl in technischer Beziehung als auch in Betreff ihrer Deutung Vieles zu wünschen übrig.

Ungleich genauer studirt und beschrieben ist der Schädel von *Cryptobranchus* und hier sind in erster Linie die Arbeiten VAN

<sup>1)</sup> CUVIER hat auch in den Oss. foss. Pl. 26 Fig. 3, 4, 5 eine gute Abbildung des Schädels gegeben.

DER HOEVEN'S und HYRTL'S zu nennen. Letzterer macht mit vollem Recht auf die beinahe vollständige Uebereinstimmung beider Formen aufmerksam und deshalb habe auch ich sie zusammen als Ueberschrift über dieses Capitel gesetzt. Ich habe übrigens zu bemerken, dass ich mich nur für die Uebereinstimmung der Pars ossea cranii Beider verbürgen und über den Primordialschädel von *Cryptobranchus* nur so viel berichten kann, als ohne Sprengung der knöchernen Hüllmassen davon sichtbar ist.

Dagegen habe ich die Pars cartilaginea von *Menopoma* aufs Genaueste durchforscht.

Was bei beiden Schädeln sofort in die Augen springt, ist die depressive Form und die breite Entwicklung der Regio naso-oralis und suspensoria. Erstere hat ihren Grund in der grossen Excursion, welche die Alveolarfortsätze des Zwischen- und Oberkiefers machen, letztere beruht auf der, besonders bei *Cryptobranchus* stark ausgeprägten Richtung des Suspensorium nach aussen und hinten, wobei es nur sehr wenig abwärts geneigt ist. Hierin stehen diese Thiere in scharfem Gegensatz zu den *Phanerobranchiaten* und den meisten *Salamandriden*, während sie sich den *Anuren* nähern. Im Uebrigen liegt in ihrem Schädelbau der Grundplan des *Salamandriden-Cranium* bereits vorgezeichnet, wie ein Blick auf Fig. 21—25 erkennen lassen wird.

#### a) Pars ossea cranii.

Die Gegend des Hinterhauptes und Labyrinthes zeigt nur drei sehr beschränkte Ossifications-Herde. Der grösste nimmt die Gegend der Occipitalcondylen also das Os occipitale laterale ein (Fig. 25 *Cocc* und *Olat*) und bleibt an der Basis cranii durch eine breite Knorpelplatte (*Ob*) von seiner gegenüberliegenden Hälfte weit getrennt. An der oberen Circumferenz des Foram. magnum wachsen sich beide Hälften bis auf einen kleinen, ebenfalls durch Knorpel erfüllten Spaltraum entgegen (Fig. 24 *Os*). Es ist möglich, dass bei älteren Thieren an der Basis cranii eine grössere Annäherung der betreffenden Theile zu Stande kommt; das von mir untersuchte 22 Centim. lange Exemplar war offenbar noch nicht ganz ausgewachsen. Ich erschliesse diese Möglichkeit aus dem Verhalten von *Cryptobranchus*, von dem mir ein 75 Centim. grosses Exemplar durch die bekannte Liberalität KÖLLIKERS zur Verfügung stand. Hier waren die Occipitalia lateralia durch eine ausnehmend starke

Knochenzone (Fig. 22 *Ob*) verbunden, eine Thatsache, die mit den HYRTL'schen Befunden in grossem Widerspruch steht.

HYRTL sagt nämlich: »partem basilarem osseam occipitis abesse, vel festinata ossis inspectio docet. Lacuna foraminis occipitalis magni, ob partis basilaris absentiam oborta, a posteriori ossis sphenoidi margine omnino expletur«. — Ich kann mir diese Angabe nur dadurch erklären, dass die Ausdehnung des Hinterrandes vom Parasphenoid bei *Cryptobranchus* möglicherweise grossen Schwankungen unterliegt. Dass es bei dem von mir untersuchten Exemplare eine weite Strecke vom Hinterhauptsloche getrennt bleibt, lehrt ein Blick auf die Figur 22 *Ps*.

Bei *Cryptobranchus* wie bei *Menopoma* findet sich auswärts vom *Condylus occipitalis* das stattliche Vagusloch (*Vg*).

Der zweite Ossifications-Herd betrifft das Operculum (Fig. 22 bis 25 *Op*), worüber später Näheres. Der dritte findet sich an der basalen und dorsalen Seite der prootischen Region (Fig. 24 und 25 *Pet*); beide Hälften sind durch das Foramen Trigemini (*Tg*) getrennt.

Somit beschränken sich die Verknöcherungszonen auf den Bereich der Nervenaustritte, eine Thatsache, welche durch die mit dem Opticus-Austritt verbundene Ossification des Trabekels (*Os* Fig. 24, 25) eine weitere Bestätigung des alt bekannten Satzes liefert, dass der Verknöcherungsprocess des Primordialschädels überhaupt stets an die Nervenlöcher geknüpft ist d. h. von ihnen aus seine erste Entstehung nimmt.

Die Scheitelbeine (Fig. 24 *P*) sind mächtig entwickelt und ragen fast bis zum oberen Umfang des Foramen magnum nach rückwärts (*Pr*<sup>2</sup>). Sie bedecken die Labyrinthgegend bis auf einen kleinen Abschnitt einwärts vom oberen Rand des Squamosum. Auf der Figur 24 ist versäumt worden, demselben die Farbe des Knorpels zu geben, was ich hiermit berichtigen will. Ferner bleibt von ihnen frei die Regio opisthotica. Nach vorwärts schicken sie denselben, am oberen Rand der Orbita hinziehenden schwertförmigen Fortsatz (*Pr*<sup>1</sup>) ab, wie er sämtlichen Formen der Phanero- und *Cryptobranchi*atzen zukommt. Er ragt bei *Menopoma* weiter nach vorn, als bei *Cryptobranchus* (Fig. 21 *Pr*<sup>1</sup>) und wird von den Praefrontalia von vorn her gedeckt (*Pf*).

An der Aussenseite der unteren Parietalfläche geht ein, von vorn nach hinten zu immer tiefer hinabgreifender Fortsatz gegen die Augenhöhle ab, welcher sich in ganz ähnlicher Weise wie uns dies von *Amphiuma* bekannt geworden ist, an der lateralen Begrenzung

des Schädelrohres theilhaftig. Von dem von HYRTL bei *Cryptobranchus* beschriebenen Schaltknochen zwischen den Vorderenden der Scheitel- und den Hinterenden der Stirnbeine vermochte ich bei meinem Exemplar nichts zu bemerken.

Die Frontalia kann man in zwei Abschnitte zerfallen, wovon der hintere (*F'*) seinem Gegenstück in der Medianlinie eng anliegt, während der vordere lateralwärts abgelenkt erscheint. Dieser ragt bei *Menopoma* viel weiter nach vorn und begrenzt das am mace-rierten Schädel sehr gross ausfallende Nasenloch; bei *Cryptobranchus* wird er durch den Zusammenstoss des hier viel mächtiger entwickelten Nasale u. Maxillare davon ausgeschlossen (Fig. 21 *MN*).

Wie sich das Vorderende der Stirnbeine bei dem japanesischen Molche verhält, kann ich nicht angeben, dagegen lässt sich bei seinem amerikanischen Verwandten folgendes interessante Verhältniss constatiren. Das Frontale schiebt sich nämlich hier an der ganzen Unterfläche des Nasale (*N*) nach vorn, neigt sich dabei etwas nach unten, medianwärts und kommt dabei in den vorderen Einschnitt zwischen den beiden hyalinen Nasensäcken, also in den Raum zu liegen, der von mir bei den Salamandriden als der von einer Drüse ausgefüllte »Intermaxillar-Raum« beschrieben worden ist. Nun ist aber hier weder von einem Cavum intermaxillare noch von einer Drüse die Rede, sondern die beiden in der Medianebene eng vereinigten und bei alten Exemplaren sogar synostotisch verschmolzenen Vomeropalatina (Fig. 25 *Vop*) wachsen zwischen beide Nasensäcke herein und erstrecken sich dabei so weit nach oben auf die dorsale Schädelfläche, dass sie mit den oben geschilderten Stirnfortsätzen eine äusserst innige Verbindung eingehen.

Es handelt sich somit um einen völlig knöchernen Ausguss der vorderen Internasalgegend.

Dieser Zusammenstoss zwischen Vomer und Frontale erinnert an das Verhalten von *Amphiuma*, noch viel mehr aber an dasjenige von *Triton viridescens*, der später zur Sprache kommen soll. Für jetzt will ich darüber nur so viel sagen, dass bei letzterem Thier der knöcherne Abschluss des Schädelrohres nach vorn ein directer ist, während er bei *Menopoma* insofern nur ein indirecter genannt werden kann, als hier nach rückwärts davon eine die beiden Nasenkapseln verbindende vor dem Cavum cranii gelagerte ethmoidale Knorpelplatte existirt (Fig. 25 *Eth*).

Das was von der Internasal-Lücke von *Menopoma* von Seiten des emporwachsenden Vomers nicht ausgefüllt wird, geschieht von



dem paarigen Praemaxillare (*Pmx*), das an dem medialen Rand seiner Pars ascendens einen seinem Gegenstück aufs Engste anliegenden senkrechten Fortsatz in die Tiefe schiebt. Die Spitze der aufsteigenden Portion schiebt sich über das Nasale herüber und erzeugt bei beiden Molchen einen nach hinten offenen Winkel, in welchem das knorpelige Nasengerüst bei einem älteren, von mir ebenfalls untersuchten Exemplar von *Menopoma* frei zu Tage lag. Bei dem jüngeren Thier (Fig. 24) schlossen sich beide Nasalia mit ihren Innenrändern so eng aneinander, dass hiervon nichts sichtbar war. Von den auf der HYRTL'schen Figur mit *m* bezeichneten, im Intermaxillar-Winkel liegenden Schaltknochen kann ich nichts entdecken. Vielleicht handelte es sich in dem dortigen Fall um ein Zutagetreten der Vomeropalatinfortsätze? Noch unklarer ist mir, was HYRTL über einen von SIEBOLD beschriebenen, zwischen den Stirn- und Nasenbeinen von *Menopoma* und *Cryptobranchus* gelegenen Knochen berichtet, welchem von S. der Werth eines »Os ethmoidum« zuertheilt wird. Ich habe hiervon so wenig als HYRTL bei *Cryptobranchus* und den drei von mir untersuchten Exemplaren von *Menopoma* eine Spur auffinden können.

Die zahntragenden Alveolarfortsätze des Zwischenkiefers (Fig. 22, 25) schliessen sich an den Kieferfortsatz der Maxille *M*. Aus den beiden Abbildungen ersieht man, dass der Oberkieferbogen bei *Menopoma* einen kleineren Radius besitzt, als derjenige von *Cryptobranchus*, welcher eine mehr transverselle, die Orbita weit aussen umspannende Richtung einschlägt. Dem entsprechend macht der Vorderkopf des letztgenannten Molches einen viel breiteren, plumperen Eindruck und steht dadurch in bemerkenswerthem Gegensatz zu *Proteus*, *Menobranchus* und *Amphiuma*, welche so vortrefflich zum Schwimmen eingerichtet sind.

Diese Configuration des Vorderkopfes erinnert auffallend an die japanesischen Salamandriden (Fig. 64, 69) und die Amblystomen (Fig. 77); auch *Salamandrina persp.* und den californischen *Triton torosus* kann man zum Vergleiche herbeiziehen.

Der Oberkiefer schiebt eine bei *Cryptobranchus* breiter als bei *Menopoma* entwickelte Knochenschuppe (Fig. 21, 22 *M*) auf die Schädeloberfläche herauf. Man kann sie mit *Corpus maxillae* bezeichnen; sie ist von einem oder mehreren Aesten des Trigeminus (Fig. 21 *n*) durchbohrt und stösst nach rückwärts auswärts an das Praefrontale (*Pf*), während sie medianwärts den äussersten

Ausläufer des Frontale resp. den lateralen Rand des Nasale (Cryptobranchus) berührt, beziehungsweise deckt.

Das Praefrontale schiebt bei keinem der beiden Molche einen Fortsatz hinab in die Augenhöhle, sondern stellt eine einfache, glatte Knochenlamelle dar, die bei Menopoma eine säbelförmige Krümmung besitzt und bei beiden Formen von der knorpeligen Nasenkapsel gegen die Orbita herein weit überragt wird.

Wie bei den meisten Urodelen verbindet sich die hinterste Spitze des Maxillar-Bogens mittelst eines derben knorpellosen Ligaments mit der Quadratverknöcherung. Die im Zwischenkiefer stehenden Zähne sind zweispitzig, diejenigen in den übrigen Knochen habe ich auf ihre Form nicht näher untersucht, zweifle aber nicht daran, dass sie von jenen keine Ausnahme machen. Sowohl hinter den Zähnen des Gaumenbogens als denjenigen des Kieferbogens finden sich mehrere Reihen kleinerer in die Schleimhaut eingebetteter Reservezähne (vergl. O. HERTWIG l. c.).

Die beiden Vomeropalatina (Fig. 22, 25 *Vop*) werden durch zwei in der Mittellinie ziemlich enge (bei Cryptobranchus findet sich dagegen ein Spaltraum zwischen ihnen) aneinander liegende Knochenlamellen repräsentirt, woran man bequem ein hinteres, der Medianlinie paralleles und ein vorderes bezahntes, dem Kieferbogen paralleles Stück unterscheiden kann. Ersteres kann man mit dem Stiel, letzteres mit dem nach aussen gewandten Kopf eines Hammers vergleichen.

Diese bei Menopoma kräftiger als bei Cryptobranchus entwickelten Knochentafeln decken mehr als die Hälfte der an ihrer Unterfläche weit offenen hyalinen Nasenkapseln zu und schieben sich nach rückwärts eine ziemlich weite Strecke über den Schnabel des Parasphenoids (*Ps*) herüber. Letzteres ist ein bei Menopoma beinahe die untere Circumferenz des Foramen occipitale erreichender platter Knochen, der an der Basis der prootischen Region seine grösste Breite erreicht. Bei Cryptobranchus, der wie oben bemerkt, ein viel kürzeres Parasphenoid besitzt, findet sich an der eben bezeichneten Stelle eine tiefe Incisur, durch die ein Gefäss (Carotis interna Fig. 22 *G*) in die Schädelhöhle tritt.

Was endlich den Aufhänge-Apparat des Unterkiefers betrifft, so existirt eine Verknöcherung nur an dem vorderen Knorren der Cartilago quadrata (Fig. 21—25 *Qu*). Das Pterygoid stellt eine ausnehmend breite, an ihrem Vorderrand bei Cryptobranchus tief eingeschnittene Knochenlamelle dar, welche sich an ihrem me-

dialen Rand in zwei Lippen spaltet. Die untere davon ist länger und legt sich dem äusseren Rand des Parasphenoid's dicht an (Fig. 22, 25 *Pt*): die obere, kürzere klemmt sich am Ali- und Orbitosphenoid fest und steigt eine kleine Strecke an diesen beiden Bezirken empor, um hinter der Mitte des Orbitosphenoid (Fig. 23, 24 *Os*) zu endigen. Dadurch entsteht hier eine Oeffnung (Fig. 24 *Opt*), welche in einen zwischen beiden Lippen und der bezüglichen Trabekelportion liegenden Canal führt und in diesem ruht der Opticus. So das Verhalten bei Menopoma. Derselbe Canal besteht nun auch bei Cryptobranchus, jedoch mit dem Unterschied, dass seine Mündung ganz am Vorderrand des Pterygoids (Fig. 21 *Opt*) getroffen wird. Ebenso erscheint die Cartilago pterygoidea bei diesem Thier ebenfalls erst am Vorderrand des Knochens (*Ptc*), während sich bei Menopoma der für diesen Knorpel bestimmte Canal schon auf der Oberfläche schlitzartig öffnet (Fig. 24 vor *Pt*).

Nach hinten und aussen zieht sich das knöcherne Pterygoid in einen langen, nach aussen umgerollten Fortsatz aus, der das Quadratum von unten her umwächst und ihm so zu einem sehr resistenten Widerlager dient (Fig. 22, 25). Die obere Seite wird durch das balkenartige, an seinem oberen Ende in einen rückwärtsschauenden Fortsatz ausgezogene Squamosum gedeckt; frei von ihm bleibt das knöcherne Quadratum und auch ein Theil der Knorpelmasse (Fig. 21—25 *Tp*).

### b) Pars cartilaginea cranii.

Das Chondrocranium steht an Ausdehnung demjenigen der Phanerobranchiaten kaum nach und übertrifft sogar dasjenige von Amphiuma.

Auf der Unterfläche der Petroso-occipital-Gegend treffen wir eine fast das ganze hintere Drittel des Parasphenoids von oben her bedeckende Knorpelplatte (Fig. 25 *Pra*). Sie begrenzt nach rückwärts (*Ob*) das Hinterhauptsloch und geht lateralwärts in einen breiten Fortsatz aus, welcher unter Aufnahme des Opereulum (*Op*) an der äusseren Labyrinthgegend (Fig. 23 *Pca*) emporzieht und schliesslich unter erneuter Verbreiterung ihrer Masse auf der Dorsalseite desselben (Fig. 21 *Pra*) endigt. Beide Hälften stehen am oberen Umfang des Hinterhauptsloches (*Os*) in Verbindung, was von HYRTL für Menopoma bestritten wird. An derselben Stelle soll nach ihm bei Siredon und Siren eine Fontanelle statt eines Knorpels be-

stehen und bei *Menobranchus* soll eine fibröse Lamelle dafür eintreten. Ich branche diese, auf ungenauer Untersuchung beruhenden Irrthümer nach dem oben über diesen Punct Mitgetheilten nicht extra zu widerlegen.

Das von demselben Forscher am Basilartheil des Hinterhauptes nachgewiesene »*Ossiculum occipitale accessorium novum*» ist mir ganz unverständlich geblieben und ich vermochte an dem von mir untersuchten Exemplar von *Cryptobranchus* Nichts derartiges aufzufinden.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zum Primordialschädel zurück und constatiren zuvörderst, dass die basale und dorsale Knorpelmasse der Labyrinthgegend, nachdem sie zur Bildung einer medialen Gehörkapselwand zusammengefloßen ist, nach vorn zum Schädelbalken auswächst (Fig. 21, 24 *As*).

Da wo dieser in Gestalt des sog. Alisphenoids von der prootischen Region sich abhebt, geht von ihm ein zarter Knorpelfaden nach aussen und abwärts und verschmilzt mit dem Quadratknorpel (Fig. 24, 25 *Qu*<sup>1</sup>). Er liegt dabei in das, überall seine Composition aus zwei Platten documentirende Pterygoid eng eingefalzt und umgreift von unten her die Oeffnung für den Trigemini (Fig. 24 *Tg*: derselbe Vorgang ist noch viel deutlicher auf Fig. 21 (*As*, *Tg*, *Qu*<sup>1</sup>) zu beobachten.

Während ich bei den bisher behandelten Urodelen-Formen immer eine gabelige Theilung des proximalen Endes vom knorpeligen Suspensorium resp. eine basalwärts und dorsalwärts erfolgende Articulation desselben in der prootischen Gegend constatiren konnte, finde ich hier auffallenderweise nur eine einzige dorsale Verbindungsstelle dieses Knorpels. Da ich mit aller Vorsicht präparirte kann ich den basalen Theil nicht verletzt haben und die Sache bleibt somit ein Unicum. Nach auswärts rückwärts schwillt die *Cartilago quadrata* zu einer mächtigen, in zwei starke Fortsätze ausgezogenen Masse an. Den nach aussen gelegenen Fortsatz habe ich auf Fig. 24, 25 mit *HF* bezeichnet. Dieselbe Bezeichnung trägt der nach innen gelegene Fortsatz von *Cryptobranchus* (Fig. 21, 22).

Mit diesen Protuberanzen setzt sich, wie ich später zeigen werde, das Hyoidband in Verbindung.

Der Facialis verlässt den Schädelraum durch eine an der Basis der prootischen Region gelegene Oeffnung und zieht dann zwischen Suspensorium-Knorpel und der zum Squamosum ziehenden Opercularspanne weiter (Fig. 24 *Fac*). Die sogenannte Orbitosphenoid-



gegend des Trabekels ist verknöchert und ganz hinten in der Nähe des Alisphenoids von dem Foramen nervi Optici durchbohrt; gegen die Schädelhöhle zu ist die stark gegen die Horizontalebene geneigte und deshalb von oben (Fig. 21) sichtbare Knochenlamelle tief ausgehöhlt und sieht aus wie umgerollt.

In der schon früher erwähnten schlitzartigen Oeffnung auf der Oberfläche des Flügelbeines liegt die dasselbe nach vorn und aussen weit überragende Cartilago pterygoidea (Fig. 21 *Ptc.*).

Ihre Spitze ist durch fibröses Gewebe mit den Oberkieferspangen verbunden. Meine Vermuthung, sie möchte sich ähnlich wie bei den Salamandriden in einen Canal des Flügelbeines bis zu ihrem Mutterboden i. e. Suspensoriumknorpel nach rückwärts erstrecken, fand ich nicht bestätigt. Der Knochen zeigt sich vielmehr dicht dahinter vollkommen compact. Das ziemlich kurze Orbitosphenoid wächst nach vorn zu zu jenem stattlichen Nasal-Gerüst aus, wie wir es bei der Gattung *Salamandra*, *Amblystoma*, *Spelerpes*, *Ranodon*, *Isodactylum*, *Ellipsoglossa* im Wesentlichen wiederfinden und wie ich es schon vor zwei Jahren von *Salamandra mac.* beschrieben und abgebildet habe. Es handelt sich dabei um zwei monströse Knorpelblasen (Fig. 21 *NK*), welche in der Mittellinie durch eine breite, compact hyaline Commissur (Fig. 24, 25 *Eth*) verbunden sind. Letztere bildet den vorderen Abschluss des Cavum cranii und trägt rechts und links ein von einer fibrösen Membran verschlossenes Loch für den Olfactorius. Dieser zerfällt schon, was ich sonst nirgends unter den Amphibien beobachtet habe, innerhalb der Schädelhöhle in eine Menge von Fäden, welche zusammen einen Kegelmantel beschreibend ringsum in der Nähe der Peripherie der obgenannten Membran in die Riechkapsel durchbrechen. Wir haben also hier eine aus fibrösem Gewebe bestehende Lamina cribrosa im eigentlichen Sinne des Wortes und man hat somit einen intracraniellen Zerfall des Olfactorius nicht erst in der Säugethierwelt zu erwarten.

Während nun die knorpeligen Nasenkapseln auf ihrer Dorsalseite mit Ausnahme der Apertura nasalis externa (Fig. 24 *Apn*) vollkommen geschlossen sind, findet sich an ihrer Unterfläche ein rundlich ovaler grosser Ausschnitt im Knorpel (Fig. 25 *NK*), welcher theils vom Vomero-palatinum, theils von einer derben Bindegewebsmembran (Fig. 22 *HNK*) verschlossen wird. Am meisten

Knorpelsubstanz findet sich in der medialen Circumferenz des obgenannten Ausschnittes und zur Aufnahme derselben trägt die obere Spitze des Vomer eine buchtige Vertiefung.

Erwähnenswerth ist vielleicht noch ein unter den Stirnbeinen gelegener zungenartiger Fortsatz, der aus dem dorsalen Rand der hinteren Ethmoidgegend nach rückwärts sich erstreckt (Fig. 24 einwärts von *Eth*). Der ventrale Rand (Fig. 25 *Eth*) ist gleichmässig concav.

Die in die Augenhöhle schauende Partie der Nasenkapsel zeigt eine schlitzartige Oeffnung für den Eintritt des Ram. nasalis Trigemini (Fig. 21, 24, 25 *n*). Ihre untere Circumferenz wird durch einen Knorpelfaden gebildet, welcher seiner Lage nach mit dem Antorbital-Fortsatz der früher betrachteten Urodelen in vollkommener Uebereinstimmung steht; in einem Punkte aber weicht er davon ab, insofern er nämlich lateralwärts nicht frei endigt, sondern mit dem äusseren Umfang der Nasenkapsel zusammenfliesst (Fig. 24, 25 *AF*). Ob sich *Cryptobranchus* (Fig. 21, 22 *AF*) hierin gerade so verhält, kann ich nicht mit Bestimmtheit angeben.

### Der Unterkiefer

besitzt ein Knochenstück mehr als derjenige der Salamandriden und zwar liegt dieses in einer Furche an der medialen Seite des Dentale externum (Fig. 23; unterhalb *MK*). Es ist spiessartig ausgezogen und umscheidet den die ganze Länge der Mandibel durchsetzenden MECKEL'schen Knorpel von aussen her, während letzterer von innen her durch das mit einem starken Processus coronoideus versehene Angulare gedeckt wird.

An der Aussenseite des zahntragenden Dentale externum läuft eine tiefe Furche (Fig. 23 *De*), in deren Grund zahlreiche Löcher sichtbar werden. Aus ihnen treten feine Nervenfasern, welche dem III. Trigemini und dem Facialis angehören. Die die beiden Vorderenden des Unterkiefers verbindende Symphyse besteht aus dicht verfilzten Bindegewebsbündeln, in denen knorpelige Inseln eingesprenkt liegen.

## C. Salamandrida.

## I. Lechriodonta.

5) *Ellipsoglossa naevia* und *nebulosa*.

Diese japanesischen Formen stelle ich aus dem Grund an die Spitze der Salamandriden, weil sich bei ihnen das Chondrocranium in einer Ausdehnung erhält, wie sie sonst in dieser Tribus der Urodelen nirgends mehr zur Beobachtung kommt. Es betrifft dies namentlich die Labyrinthregion und hierin schliessen sie sich unmittelbar an die Phanero- und Cryptobranchiaten an.

Wie sich in Beziehung auf diesen Punct der von RATHKE (Zool. Atlas v. ESCHSCHOLTZ v. II.) beschriebene *Triton ensatus* aus Californien verhält, kann ich nicht entscheiden, da R. über diese Schädelregion nur flüchtig hinweggeht und mir dieses Thier nicht selbst zur Verfügung stand. Ich werde übrigens noch öfter auf den RATHKE'schen Aufsatz zurückzukommen haben. Ich lasse nun zunächst die Beschreibung des knöchernen Schädels folgen und handle das Chondrocranium erst später in Gemeinschaft mit demjenigen aller übrigen Salamandriden ab. Sie alle bieten nämlich, wenn man von der Pars petroso-occipitalis von *Ellipsoglossa* absieht, hierin so viel gemeinsames, dass eine jedesmalige specielle Schilderung nur ermüden würde.

## Pars ossea cranii.

Die Petroso-occipitalia werden jederseits von zwei, oben und aussen durch eine breite Knorpelzone (Fig. 67) getrennte, an der Basis des Labyrinthes aber synostotisch verbundene Knochenbezirke dargestellt. Der hintere umfasst die Regio occip. lateralis, und die Regio opisthotica, der vordere die Regio prototica. Das System der als deutliches starkgewölbtes Relief sich abhebenden halbcirkelförmigen Canäle erscheint am rein macerirten Schädel quer durchgeschnürt und erinnert dadurch auf's Lebhafteste an das Verhalten von *Menobranchus*, *Proteus*, *Menopoma* und anderen Formen der beiden niederen Typen.

Die Condyli occipitales springen ziemlich stark vor und sind weit lateralwärts vom Hinterhauptsloch gelegen (Fig. 64, 65, 67 *Cocc*).

Was die Scheitelbeine (*P*) anbelangt, so sind dies zwei breite, glatte Knochenlamellen, welche nach hinten und aussen noch

an Ausdehnung gewinnen und mit dem oberen Rand des Squamosum jederseits zusammenstossen. Dadurch wird die ganze Labyrinthgegend mit Ausnahme der opisthotischen Portion vollständig zugedeckt. Nach vorn schicken die Parietalia einen, wie bei Phanero- und Cryptobranchiaten am oberen Rand der Orbita hinlaufenden Fortsatz, der sich in den Winkel zwischen Orbitosphenoid (*Os*) und Stirnbein (*F*), einfaltet. Er ist jedoch bedeutend kürzer, als bei jenen niederen Typen der Urodelen.

Die Frontalia tragen an dem vorderen Bezirk ihrer Unterfläche eine, schon bei *Menopoma* auftretende, mit ihrer convexen Seite nach vorn schauende Leiste, welche genau der Stelle entspricht, wo durch Zusammenfluss der beiden Trabekel eine knorpelige *Lamina cribrosa* zu Stande kommt.

Da jene bei den meisten übrigen Salamandriden immer und immer wiederkehrt, so will ich sie ein für allemal mit dem Namen *Crista ethmoidalis* bezeichnen.

In directer Vorwärtsverlängerung der Frontalia liegen die wahrhaft monströsen Platten der Nasenbeine Fig. 64 N. Sie stossen in der Mittellinie mit breitem Rande zusammen, ein Verhalten, welches *Ellipsoglossa naevia* und *nebulosa* nur noch gemein hat mit *Ranodon sibiricus*, *Salamandrella Keyserlingii* und *Wosnessenskyi*. In der Gegend, wo bei den übrigen Salamandriden und sämtlichen Cryptobranchiaten ein einziges Praefrontale sich findet, liegen hier zwei kleine Knochenschuppen (Fig. 64 *Pf* u. *Pf*<sup>1</sup>; die vordere (*Pf*<sup>1</sup>) trägt eine in die Nasenhöhle führende Oeffnung, und zeigt sich bei ganz jungen Exemplaren noch einmal in zwei Abschnitte getheilt, wobei dann die Trennungslinie gerade durch die eben genannte Oeffnung des Knochens geht. Letztere wird dadurch im Larvenstadium und auch wohl später noch von Seite der zwei, je einen Ausschnitt besitzenden Knochenschüppchen hergestellt. Ich glaubte einmal einen Drüsenschlauch hindurch passiren gesehen zu haben, doch habe ich versäumt, die Sache einer wiederholten Prüfung zu unterwerfen.

Auch *Ranodon*, *Salamandrella Keys.* und *Wosn.* sowie *Dicamptodon* (*Triton ensatus*) besitzen zwei bis drei Praefrontalstücke sowie auch die eben beschriebene Oeffnung, von der ich übrigens nicht weiss, ob sie auch dem letztgenannten Molche zukommt. RATHKE bildet sie nicht ab und erwähnt sie auch nicht in seiner Beschreibung, doch ist es wohl denkbar, dass sie von ihm ihrer Kleinheit wegen übersehen worden ist.



Keines dieser Stücke schiebt einen Fortsatz herein in die Augenhöhle, alle liegen nur lose der oberen Wand der Nasenkapsel auf.

Der Zwischenkiefer (Fig. 64 *Pmx*) ist paarig; er besteht aus einem breiten Alveolarfortsatz (Fig. 65 *Pmx*) und einem aufsteigenden Theil (Fig. 64 *Pra*), welcher unter enger Berührung mit seinem Gegenstück in einen schlitzförmigen Ausschnitt der Nasalia zu liegen kommt. Zwischen den letzteren und ihm selbst bleibt nur eine minimale Oeffnung als Eingang in das Cavum intermaxillare übrig (vergl. die Abbildung). Ich würde übrigens hier besser von einem Cavum internasale statt intermaxillare reden, da es sich um keine Spur von absteigenden Praemaxillar-Fortsätzen handelt. Bei Beschreibung des Knorpel-Schädels komme ich noch einmal darauf zurück.

An den Alveolarfortsatz des Zwischenkiefers schliesst sich derjenige des Maxillare an (Fig. 65 *M*). Beide zusammen dehnen sich weit nach aussen und lassen dadurch den Vorderkopf breiter erscheinen, als dies bei irgend einem andern Urodelen beobachtet wird.

In Aubetracht der nur kurzen, die Orbita von vorn und aussen umgreifenden Maxillarspangen erscheint er wie ein grosser Halbmond, welcher nach rückwärts auf dem Schädelrohr wie auf einem Stiele aufsitzt (Fig. 65). Der seitlich am Schädel emporsteigende Fortsatz, das eigentliche Corpus maxillae stösst an das vordere Praefrontale und das Nasenbein (Fig. 64 *M*). Es umschliesst das am macerirten Schädel sehr gross aussehende Nasenloch (*Apn*) von aussen und theilweise von unten her. Die andere Hälfte des Unterandes dieser Oeffnung, sowie die mediale Circumferenz wird vom Praemaxillare, die obere vom Nasale gebildet.

Von einem die Orbita nach vorn zu abschliessenden Fortsatz des Maxillare ist nichts zu bemerken, der knorpelige Antorbitalfortsatz (Fig. 64, 65 *AF*) liegt dort frei zu Tage. Ebenso wenig kann man von Gaumenfortsätzen des Kiefers und Zwischenkiefers sprechen.

Die Vomero-palatina (Fig. 65 *Vop*) bilden einen schönen Uebergang von der reinen Querstellung (Ranodon, Amblystoma, Spelerpes, zur sagittalen, wie sie den Tritonen zukommt; d. h. sie schicken einen bis zur Mitte des Parasphenoids reichenden, spitz ausgezogenen Fortsatz nach hinten, welcher den Zähnen eine solide Grundlage bietet (Fig. 65 *Vop*<sup>1</sup>). Ich sage ausdrücklich solid, da jener Fortsatz meiner Ansicht nach nicht mit jener porösen, dem

Parasphenoid der Spelerpes-Arten und Anderer aufliegenden, zahntragenden Lamelle (Fig. 71 *Sph. Z*) in eine Parallele gestellt werden darf. Die Zähne beginnen unmittelbar einwärts von der Choane, gehen anfangs eine kurze Strecke nach einwärts vorwärts und biegen dann plötzlich nach hinten ab, um an der Spitze der in der Medianlinie dicht zusammenliegenden Vomero-palatina von beiden Seiten her zu convergiren. Sie bilden dadurch ungefähr die Figur eines nach vorn offenen V und ich will noch hinzufügen, dass sie auf ihrem Lauf nach rückwärts anfangs in der Mitte der Vomero-palatin-Platte und erst später an ihrem äusseren Rande getroffen werden (vergl. Fig. 65 *Vop*<sup>1</sup>).

Das Parasphenoid (*Ps*) wird durch eine, auf der Ventralseite schwach convexe Lamelle dargestellt, welche bis zu dem Divergenzpunkt der beiden Vomero-palatina (Fig. 67 *Ps* u. *Vop*) nach vorn läuft. Nach hinten zu schickt es zwei, an die Basis der Flügelbeine anstossende, von einem Gefäss (*G*) durchbohrte Querfortsätze ab, und die dadurch erzeugte Verbreiterung des Knochens erinnert an das kreuzförmige Parasphenoid der Anuren. Ich habe diese Form in der jetzt lebenden Urodelen-Welt<sup>1</sup>, sonst nirgends getroffen; wie froschähnlich der bezügliche Knochen bei dem fossilen *Protriton petrolei* Gaudry's gebildet gewesen sein muss, erhellt aus der Abbildung 80 *sph*. Nach hinten zu ist der Knochen schnabelartig abgeknickt und bildet quer abgestutzt (wenn auch des basi-occipitalen Knorpels wegen nur indirect) die untere Circumferenz des Foramen occipitale.

Das Squamosum besteht aus einer nach auswärts vorwärts gerichteten starken Knochenlamelle, welche das Quadratum von aussen vollkommen deckt und proximalwärts mit einem starken Fortsatz die epiotische Region umgreift (Fig. 64 *Tp*).

Die Quadratverknöcherung (Fig. 65 *Qu*) ist ebenfalls kräftig entwickelt und lehnt sich nach aufwärts an einen Knorpelpfeiler (Fig. 65 *Prop*), welcher mit dem knöchernen Operculum (*Op*) in Verbindung tritt.

Von unten her wird die knöcherne und knorpelige Partie des Quadratum von einem breiten Fortsatz des Flügelbeines (\*) gedeckt; ein anderer Fortsatz dieses Knochens (Fig. 65 \* hinter *As*) stemmt sich gegen die Basalfläche der Regio prootica, mit welcher er durch eine schlaaffe häutige Gelenkkapsel verbunden ist. Er überlagert

<sup>1</sup>) Selbst *Dicamptodon* steht, nach der Abbildung RATHKE's zu urtheilen, hierin hinter *Ellipsoglossa* zurück.

den vom Pterygoidknorpel zur hyalinen Ala magna ziehenden Knorpelfortsatz.

Der dritte und zugleich ansehnlichste Fortsatz des Flügelbeines (Fig. 64, 65 *Pt*) zieht nach aussen und vorn und liegt am Boden der Augenhöhle. Seine Oberfläche ist zur Aufnahme des cartilaginösen Pterygoid's (Fig. 64 *Ptc*) eingefurcht und der Lauf des Knorpels ist auch auf Fig. 65 durch die punctirten Linien angegeben. Zwischen dem hinteren, das Suspensorium deckenden und dem eigentlichen Orbitalfortsatz findet sich ein tiefer Ausschnitt, welcher von einer starken, fibrösen Membran ausgefüllt ist; sie figurirt nicht in der Abbildung.

Alle diese Verhältnisse des Flügelbeines zeigt das RATHKE'sche Bild von Dicamptodon noch stärker ausgeprägt.

In Folge der grossen Ausdehnung der sogenannten Alisphenoidknorpel fällt das knöcherne Orbitosphenoid sehr kurz aus (Fig. 65 *Os*); an der Grenze von beiden liegt das schlitzförmige Foramen opticum. Das Orbitosphenoid ist von sehr derber Structur und namentlich nach vorn zu stark verdickt, allwo es sich in gleicher Weise, wie an seiner hinteren Circumferenz in zwei Schenkel spaltet. Es ist nicht wie bei den meisten Urodelen eine einfache, flache Lamelle sondern ist mit seinem parietalen und seinem sphenoidalen Rand gegen das Cavum cranii herein umgerollt; letzteres ist namentlich in seinem vorderen Bezirk stark ausgeprägt, indem es hier fast schnabelähnlich nach einwärts gebogen ist und in der Medianlinie mit seinem Gegenstück beinahe zusammenstösst. Ich habe diese seine Lage auf dem Parasphenoid durch die punctirte Linie *Os* Fig. 67 angedeutet.

### Der Unterkiefer

setzt sich aus den für die Salamandriden überhaupt charakteristischen drei Stücken: dem Dentale, Angulare und dem Articulare zusammen. Mit letzterem Namen belege ich den zur Articulation mit dem Quadratum bestimmten Kopf des MECKEL'schen Knorpels, welcher bei *Ellipsoglossa* die ganze Länge der Mandibel durchläuft und nirgends eine Verknöcherung zeigt. — Die Zähne tragen überall ein dunkles, fast schwärzliches Colorit, ähnlich wie wir es auch bei den Dipnoërn z. B. *Protopterus* finden.

6) *Ranodon sibiricus*, *Salamandrella* Keys. u. Wosn.

Diese 3 Arten, welche in den zoologischen Sammlungen zu den grössten Raritäten gehören, verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Akademikers Herrn Dr. A. STRAUCH in St. Petersburg. Die erste davon, nämlich *Ranodon* stammt aus West-Asien, aus der Nähe von Semipalatinsk und Kopal in der Kirgisen-Steppe und kommt auch bei Chuldsha im nordöstlichen China vor. Die beiden *Salamandrella*-Arten bewohnen Ost-Sibirien und Kamtschatka.

Alle drei besitzen in ihrem knöchernen Schädelbau so viel Uebereinstimmendes, dass ich sie füglich zusammen schildern kann.

## Pars ossea cranii.

Ein Blick auf die Figuren 64, 65, 69, 70 belehrt uns, dass wir das knöcherne Cranium in manchen Punkten demjenigen von *Ellipsoglossa* an die Seite stellen können, während andererseits wieder bedeutende Abweichungen zu constatiren sind.

Bei der Betrachtung von oben sieht man, dass der Schädel in seiner hinteren Partie durch die gerade nach aussen abwärts und ein wenig nach hinten gehenden Suspensoria sehr in die Breite entwickelt ist. Ich habe hierauf anlässlich der Beschreibung von *Melopoma* und *Cryptobranchius* schon früher aufmerksam gemacht. Das eigentliche Schädelrohr zwischen der prootischen und der Praefrontalgegend ist sehr lang und erinnert dadurch an die *Spelerpes*-Arten, namentlich *Spelerpes fuscus* (*Geotriton*). Der Vorderkopf ist vorn, genau wie bei letztgenanntem Thier, quer abgestutzt und besitzt deshalb sowohl als auch wegen der länglich ovalen, weit nach vorn sich erstreckenden Orbitalhöhlen, ähnlich wie *Ellipsoglossa*, und *Batrachoseps* (Fig. 94 und 95) von vorn nach hinten einen nur geringen Durchmesser. Er steht dadurch namentlich im Gegensatz zu den *Phanero-* und *Cryptobranchiaten* und unter den *Salamandriden* zu den *Amblystomen* (Fig. 76) und *Tritonen* (Fig. 131 u. 140).

Wie *Ellipsoglossa* so besitzen auch die drei in Frage stehenden Arten enorm breite Nasalia (Fig. 69 *N*<sub>1</sub>), welche jedoch nicht wie dort mit ihren ganzen medialen Rändern sondern nur mit den vorderen zwei Dritteln derselben in der Mittellinie zusammenstossen. Sie erstrecken sich weiter nach vorn, als bei irgend einem andern mir bekannten Molche und nehmen sogar Antheil an der Schnauzenbildung.



Ganz nach vorn divergiren sie etwas und umschliessen die in ihrer vorderen Circumferenz von den Alveolarfortsätzen der Praemaxille gebildeten Intermaxillar-Oeffnung von rückwärts. Letztere ist soweit nach vorn und abwärts an die Schnauzenspitze gerückt, dass man von oben her kaum noch den Anfang derselben erblickt. Die aufsteigenden Aeste des Zwischenkiefers betheiligen sich nicht an der Begrenzung dieser Oeffnung, denn sie liegen so weit auseinander (Fig. 69 *Pmx*), dass sich die Nasalia an ihrer medialen Seite weit gegen die Mittellinie vorschieben (*N*).

Die Apertura nasalis externa wird von denselben Knochen begrenzt wie ich sie bei Ellipsoglossa aufgezählt habe, jedoch kommt bei der oberen Circumferenz der Oeffnung hier noch ein weiterer Knochen in Betracht: das zweite Praefrontale (*Pf*<sup>1</sup>). Dieses schickt einen langen Fortsatz zwischen Maxillare und Nasale hindurch und besitzt denselben, die Schädeloberfläche mit dem Cavum nasale verbindenden Canal (Fig. 69 *x*), durch den hier ein Gefäss hindurchpassirt. Ich will jetzt schon im Voraus bemerken, dass dieser Canal auch in dem einfachen Praefrontale des Axolotl und demjenigen vieler, ja vielleicht aller Spelerpes-Arten, sowie der Amblystomen (Fig. 76 rechts von *Pf*) vorkommt.

Weder der Oberkiefer noch die beiden Praefrontalia schicken Orbitalfortsätze ab und dem entsprechend liegt die knorpelige Nasenkapsel eine grosse Strecke gegen die Augenhöhle herein blos. Die von der Maxille abgehenden die Orbita von aussen umspannenden Jugalfortsätze besitzen an ihrer inneren Seite eine zur Aufnahme von Knorpel bestimmte tiefe Furche und erstrecken sich ziemlich weit nach hinten, ohne jedoch das knöcherne Flügelbein ganz zu erreichen.

Die Stirnbeine zeigen eine asymmetrische Entwicklung; ihr medialer Raum ist ausgezackt (Fig. 69 *F*) und greift mit seiner vorderen Hälfte zahnradartig in den der andern Seite ein. Nach hinten zu aber erreichen sich die medialen Ränder der Frontalia in der Mittellinie nicht mehr, gleichwie auch beide Scheitelbeine in ihrer ganzen Länge durch eine weite Fontanelle getrennt bleiben (Fig. 69 *P*). Letztere wird von einer fibrösen Haut verschlossen. In ganz excessiver Ausbildung treffen wir diesen fibrösen Verschluss des Schädeldaches bei dem californischen Batrachoseps (Fig. 94).

Sprengt man die Parietalia, welche hier im Gegensatz zu Ellipsoglossa nur einen kleinen Abschnitt der Labyrinthoberfläche bedecken, ab, so sieht man an der Stelle, wo bei letztgenanntem Thier das

breite Knorpelband die Gehörkapsel in zwei Abschnitte trennt, eine feine Naht verlaufen. Wenn also hier auch der trennende Knorpel geschwunden ist, so bleibt doch die Zweitheilung des Petrosus erhalten, was mir für die niedrige Organisationsstufe resp für die nahe Verwandtschaft des Thieres mit *Ellipsoglossa* sehr bemerkenswerth dünkt.

Die Maxillaria und Praemaxillaria betheiligen sich nicht am Aufbau des knöchernen Gaumendaches: dieses wird allein von den nach vorn und aussen mächtig verbreiterten Vomeropalatin-Platten gebildet (Fig. 70 *Vop*). Der bei *Ellipsoglossa* zwischen ihnen liegende Ausschnitt zeigt sich hier um mehr als das Doppelte ausgedehnt und in seiner Tiefe erscheinen die knorpeligen Partien des Primordialschädels (*KZ* u. *Eth*<sup>1</sup>).

Hinter den auf einer mit ihrer Convexität nach vorn gerichteten Querleiste (*Vop*<sup>1</sup>) liegenden Vomeropalatin-Zähnen schiebt sich die Knochenplatte noch eine Strecke vor und endigt als zugespitzter Dreikant in der Naht zwischen Parasphenoid und Orbitosphenoid. Dieser Zahnstellung, welche an die von *Dicamptodon* und einiger *Spelerpes*-Arten erinnert, verdankt der eine von den drei asiatischen Molchen seinen Namen *Ranodon*; die beiden *Salamandrella*-Arten weichen hierin etwas ab, indem ihre Zahnreihen eine winklige Knickung zeigen (vergl. *STRAUCH* l. c.).

Das Parasphenoid verbreitert sich in seinem hinteren Bezirk und schiebt seine zierlich eingekerbten Ränder (Fig. 70 *Ps*) eine ziemliche Strecke über den Boden des Labyrinthes hinüber. Im Vergleich zu demselben Theile bei *Ellipsoglossa* zeichnet sich das Parasphenoid von *Ranodon* durch einen gracilen, schlanken Habitus aus und nähert sich dadurch demjenigen von *Dicamptodon*. Seine schiffartig gehöhlte Dorsalfläche zeigt keine Bildung, welche man mit dem Namen *Sella turcica* bezeichnen könnte.

Die Orbitosphenoide sind noch kürzer als bei *Ellipsoglossa* und zeigen hinten und vorn denselben Ausschnitt wie dort: jedoch kommt hier das Foramen opticum ganz in Knorpelmasse zu liegen (Fig. 70 *Fopt*, *Os*).

Der Facialis verlässt den Schädel wie überall bei den Urodelen durch eine aussen und seitlich am Prooticum liegende Oeffnung, gelangt dann in die vom Suspensorium und dem Flügelbein gebildete Bucht und tritt über die zum Quadratknorpel sich erstreckende Opercularspanne (Fig. 70 *Prop*) hinweg nach aussen und hinten.

Das Flügelbein zeigt von dem Verhalten bei *Ellipsoglossa* keine

wesentliche Abweichung; doch ist die Gelenkbildung am inneren, zur Basis der Regio prootica tretenden Fortsatz noch deutlicher ausgeprägt als dort. Diese Einrichtung scheint mir darauf berechnet, dem ganzen Suspensorial-Apparat beim Oeffnen des Unterkiefers, bei den Schlingbewegungen etc. einerseits eine federnde Unterlage, andererseits eine gewisse Verschiebungsfähigkeit zu gewähren.

An den vorderen Fortsatz des knöchernen Pterygoids schließt sich ein, wie eine kleine Hohlrinne sich ausnehmendes Knochenplättchen (Fig. 69, 70 *OO*); es überbrückt die zwischen Suspensorial- und Trabekel- (Alisphenoid-)Knorpel sich herüberspannende hyaline Brücke. Seine Bedeutung ist mir unbekannt geblieben.

Die ähnlich wie bei *Ellipsoglossa* gestaltete stattliche Quadratverknöcherung (Fig. 69, 70 *Qu*) wird von oben und aussen her durch das T-förmige Squamosum oder Tympanicum (*Tp*) theilweise gedeckt. Man kann an ihm seiner Form entsprechend einen absteigenden mit scharfer Kante versehenen sowie einen vorderen und hinteren Fortsatz unterscheiden.

### Der Unterkiefer

besteht aus den drei, sämtlichen Salamandriden zukommenden Stücken, welche bei diesen drei Arten noch in viel lockererem Verbande stehen, als bei *Ellipsoglossa naevia* u. *nebulosa*.

7) Ich lasse nun die Beschreibung des knöchernen Kopfes einer ganzen Reihe von Salamandriden folgen, die hierin alle dieselben Grundzüge zeigen und somit auf eine gemeinsame Stammform zurückweisen. Ihre Namen sind:

<i>Plethodon glutinosus</i>	}	Nord-Amerika.
<i>Spelerpes longicauda</i>		
- <i>orculus</i>	}	Mexico.
- <i>variegatus</i>		
- <i>var (?)</i>		
- <i>var (?)</i>		
- <i>fuscus</i>		Italien, Sardinien (Spanien?).

*Gyrinophilus porphyriticus*, Carlisle.

Alle diese aufgezählten Arten zeichnen sich durch einen zarten Schädelbau aus; die einzelnen Knochen besitzen theilweise eine geradezu glasähnliche Structur und zeigen in Folge ihres Mangels an

Leisten und Höckern durchweg weiche Formen, wodurch sie zu den später zu besprechenden Tritonen in scharfem Gegensatz stehen.

Die eine Form, nämlich den italienischen *Spelerpes fuscus* (Geotriton), habe ich in meiner oben genannten Abhandlung über *Salamandrina perspicillata* einer genauen Beschreibung unterworfen, so dass ich mich in der Schilderung der Uebrigen kurz fassen kann (Fig. 74).

Was zunächst den *Plethodon glutinosus* anbelangt, so übertrifft er in seinem Schädelbau die italienische Art noch an Zartheit, besitzt auch, was bei letzterer nicht der Fall war, ein eigenes, wohl abgegliedertes Praefrontale. Letzteres besitzen auch noch einige amerikanische *Spelerpes*-Arten, aber nie geht von ihm und vom Oberkiefer ein Orbitalfortsatz ab, so dass die knorplige Nasenkapsel wie bei den oben geschilderten asiatischen Formen frei gegen die Augenhöhle hereinschaut — eine Eigenthümlichkeit, die auch allen *Spelerpes*-Arten ohne Ausnahme zukommt. Ebenso gehen bei allen aufgezählten Arten die Stirnbeine sehr weit nach vorn und die Parietalia haben nur eine geringe Ausdehnung. Der Zwischenkiefer ist paarig und schiebt keine senkrechten Fortsätze ab zur Bildung eines knöchernen Intermaxillar-Raumes. Das Squamosum wird durch eine einfache spiessförmige Lamelle dargestellt, welche das Suspensorium nur theilweise bedeckt; die Quadrat-Verknöcherung gelangt nie zu starker Entwicklung und ist an ihrem proximalen Ende meist in zwei Fortsätze gegabelt.

Das Parasphenoid ist durchweg tief gehöhlt, jedoch ohne circumscripte Sella turcica; es bedeckt nur einen kleinen Theil der Basalfläche des Labyrinthes, welches im übrigen eine homoge Knochenblase darstellt, ohne Andeutung eines Zerfalles in eine vordere und hintere Partie. Fast überall springen die halbcirkelförmigen Canäle deutlich hervor.

Das Foramen opticum ist bald ganz, bald nur an seiner vorderen Circumferenz von der Ossifications-Zone des Trabekels (Orbitosphenoid) umschlossen.

Die Vomeropalatina sind durch zwei breite, in der Medianlinie durch einen gestreckt ovalen Ausschnitt (Fig. 74 und 99 *Ci.* getrennte Platten repräsentirt (*Vop*). Sie bilden allein den Boden der Nasenhöhlen, da der Ober- und Zwischenkiefer entweder gar keine (Fig. 74 *M*, *Pmx*), oder doch nur sehr unbedeutende Processus palatini bildet.

Einige interessante Abweichungen von dem eben geschilderten



Verhalten des Schädels der übrigen Spelerpes-Arten bildet ein kleiner mir aus Veracruz eingesandter minimaler Spelerpes, den ich nicht näher zu bestimmen vermochte. Die Länge des grössten Exemplars misst von der Schnauze bis zur Schwanzspitze kaum 4 Centim. und der Schädel nur 4—5 Millim. Es gehört deshalb viel Mühe und Aufmerksamkeit dazu, letzteren genau zu studiren und ich kann nicht dafür bürgen, ob ich dabei Nichts übersehen habe. Bei aller Kleinheit jedoch zeigt nicht nur das Kopfskelet sondern auch die Extremitäten und die Wirbelsäule eine gewisse Derbheit und Knorpelarmuth, die diesem Thier eine Ausnahmestellung zuweisen. So ist der Carpus und Tarsus gut verknöchert, während er bei sämtlichen übrigen Spelerpes-Arten knorpelig bleibt; dazu kommt, dass zwischen dem Os intermedium und dem Ulnare eine so feste Verlöthung besteht, dass wenig zu einer eigentlichen Synostose fehlt. Dadurch würde sich die Zahl der Carpalia, wie bei Salamandrina persp. auf sieben stellen. Ebenso sind an der Wirbelsäule, genau wie bei letzterem Molch, die wohl verknöcherten differenzirten Gelenkköpfe an der Vorderseite jedes Wirbelkörpers bemerkenswerth.

Die Petroso-occipitalia sind ebenfalls gut ossificirt und die Bogengänge springen stärker hervor, als bei den übrigen Spelerpes-Arten; auffallend ist die an Batrachoseps (Fig. 94) erinnernde starke Verjüngung des Schädelrohres gegen die Ethmoidalgegend zu. Das Parasphenoid stellt eine hinten quer abgestutzte und nach vorn dolchförmig zugespitzte Knochenlamelle dar.

Von einem Nasale und Praefrontale vermochte ich nichts zu entdecken, die knorpelige Nasenkapsel liegt in ihrer grössten Ausdehnung bloss und wird nur seitlich von einer sehr schmalen Spange der Maxille (Corpus maxillae) und medianwärts von den aufsteigenden, merkwürdig geschwungenen Fortsätzen des Zwischenkiefers bedeckt. Der Alveolartheil des letzteren ist unpaar und erinnert dadurch wieder an Batrachoseps; senkrechte Fortsätze zur Umschliessung der Intermaxillardrüse schickt er keine ab.

Die Vomero-palatina verschliessen die Nasensäcke von unten her und stimmen mit denjenigen der übrigen Spelerpes-Arten vollkommen überein.

Was endlich den Gyrimophilus anbelangt, so unterscheidet er sich im Schädelbau durch folgende Merkmale von den übrigen Arten:

Der Schädel ist in der Ethmoidalgegend viel stärker eingeschnürt und länger gestreckt, was namentlich auf Rechnung der langen Frontalia und des Parasphenoids zu setzen ist.

Der Zwischenkiefer schiebt senkrechte Fortsätze nach abwärts, wodurch also ein knöchernes Cavum intermaxillare geschaffen wird.

Die aufsteigenden Aeste kommen in zwei tiefe Furchen der Frontalia zu liegen, an deren Unterfläche die Crista ethmoidalis stärker ausgeprägt ist, als bei den übrigen hierher gehörigen Arten.

Die Vomero-palatina schieben sich genau wie bei *Ranodon* unter den ihnen zugehörigen Zahnreihen nach rückwärts (vergl. Fig. 99 u. 70) und besitzen auf ihrer Dorsalfläche einen die Choane zwingenartig umgreifenden Knochenwall.

In naher Beziehung zu den eben beschriebenen Formen steht eine andere Gruppe von Salamandriden, die, so viel Abweichendes sie auch in ihrem Schädelgerüste von jenen zeigen, doch in Betreff ihrer Bezahnung auf denselben Typus zurückzuführen sind. Ich werde daher diesen Theil des Kopfskeletes erst später in zusammenfassender Weise beschreiben.

Die einzelnen Arten dieser neuen Gruppe weichen unter sich in ziemlich beträchtlicher Weise ab und so erachte ich es für nöthig jeder derselben eine besondere Schilderung zu widmen.

### 8) *Batrachoseps attenuatus* (Californien).

Die grösste Länge des Schädels beträgt 6—7 Mill., die grösste Breite 5 Mill. Was vor Allem an ihm auffällt, ist die starke Einschnürung hinter den Choanen und andererseits die mächtig verbreiterte Labyrinthgegend mit den ganz excessiv entwickelten Bogen-  
gängen (Fig. 94 *Bgg*).

Alle Schädelknochen sind von äusserst zarter Structur und sehr transparent.

Auf der Oberfläche befindet sich die schon von RATHKE l. c. gewürdigte, über die ganze Länge der Parietalia und die hintere Hälfte der Stirnbeine sich erstreckende Fontanelle (Fig. 94 *Font*), durch welche hindurch man am rein macerirten Schädel das Parasphenoid erblickt (*Ps*). Nach hinten zu ist sie am breitesten und wird von den, in der Mittellinie durch eine knorpelige Commissur (ist auf der Abbildung nicht wieder gegeben) verbundenen Supraoccipitalspangen abgeschlossen; nach vorn läuft sie in die Sutura-frontalis aus.

Die Stirn- und Scheitelbeine sind dünne langgestreckte Knochenplatten, was namentlich für die ersteren gilt, da sie sich noch ein gutes Stück unter dem Nasale und der aufsteigenden Partie des Zwischenkiefers nach vorn schieben. Von den letztgenannten Knochen erhalten sie an ihrem Vorderrand starke Eindrücke, wie sie ihrerseits in eine tiefe Delle des Parietale eingefalzt sind.

Das Praemaxillare ist unpaar und im Verhältniss zu den sonst so zierlichen Dimensionen des Schädels geradezu monströs entwickelt (Fig. 94 *Pmx*). Die aufsteigende Partie des Knochens gabelt sich erst sehr weit oben auf der Oberfläche des Kopfes und zwar geschieht dies an derselben Stelle, wo die Stirnnaht nach vorn zu klaffen beginnt. Dadurch entsteht ein in das Cavum intermaxillare führender Spaltraum (*Ci*). Wenn ich von einem Cavum intermaxillare rede, so ist das nicht ganz genau, da die Masse des Zwischenkiefers durchweg eine compacte ist und keine Höhle einschliesst, sondern nur von einer von der Dorsalseite des Knochens in die Mundhöhle führenden Oeffnung (Fig. 94 *Lo*) durchsetzt ist. Was ich also mit obigem Namen belege, ist der Raum im hyalinen Nasal-Septum, welcher hier zur Aufnahme der von mir sog. Glandula intermaxillaris dient, einer Schleimdrüse, die in dem Schlitz zwischen beiden Vomero-palatin-Platten ausmündet. Sie wird später bei einer zusammenfassenden Beschreibung der Regio naso-oralis noch einmal zur Sprache kommen.

Die a priori anzunehmende Doppelnatur des Zwischenkiefers ist also hier bedeutend verwischt, ja sogar noch mehr als bei den Tritonen, wo sie sich stets noch durch die paarigen Processus descendentes manifestirt.

Rechnet man noch dazu die enorme, fast den ganzen Vorderkopf umfassende Ausdehnung der Alveolarspangen dieses Knochens, so hat man einen Zwischenkiefer vor sich, wie kein zweiter in der Urodelen-Welt existirt, stark und fest, mit gewaltigen Zähnen bewaffnet und deshalb ganz dazu gemacht, das kleine Thierchen in den ihm angehörigen Jagdgründen zu einem sehr gefährlichen Räuber zu machen.

Die Alveolarfortsätze greifen mit ihren hinteren Enden schuppenartig über die unbedeutenden Oberkieferspangen herüber, so dass diese nur in sehr lockerem Verbande damit sind.

Viel fester ist die Verbindung des Zwischenkiefers mit den Vomero-palatin-Platten, über deren laterales, flügelartiges Ende (Fig. 95 *Vop*) er sich mit seinen Alveolarfortsätzen kapuzenförmig

herüberspannt, während er mit seinem Processus palatinus in dem Zwischenraum beider Vomero-palatina eingekeilt liegt. Ueber die letzteren Knochen ist den Spelerpes-Arten gegenüber nur das zu bemerken, dass ihr der Orbita zuschauender Hinterrand nicht so tief zur Choanenbildung ausgeschnitten ist, wie dort.

Das Parasphenoid besitzt die Form einer florentinischen »Fiasca«, hat leicht eingekerbte Ränder und eine kahnförmig gehöhlte Oberfläche ohne Andeutung eines Türkensattels. Der Hinterrand ist von der Hauptmasse des Knochens schnabelartig abgекnickt (Fig. 95 *Ps* vor *Ob*).

Das Squamosum ist eine medianwärts leicht concave, dünne Knochenlamelle und die Quadrat-Verknöcherung ist absolut und relativ die kleinste unter allen mir bekannten Salamandriden.

Sowohl die Hinterhauptscondylen wie auch der die Fenestra ovalis tragende kegelförmige Fortsatz springen, wie auch bei allen Spelerpes-Arten deutlich hervor (Fig. 95 *Fov* und *Cocc*).

Vom Unterkiefer ist nur zu erwähnen, dass die MECKEL'sche Rinne von Seiten der Knochen nicht geschlossen ist, so dass der inliegende Knorpel in seinem ganzen Verlauf frei zu Tage liegt.

### 9) *Anaides lugubris*.

Der Kopf des unpräparierten Thieres ist mandelförmig mit deutlich vorspringenden Parotiden; in seiner hinteren Partie zeichnet sich das Muskel-Relief deutlich durch die Haut hindurch ab und die Schnauze springt wie geschwollen über den Unterkiefer vor. Das Thier besitzt relativ die grössten Kaumuskeln, die mir in der ganzen Amphibienwelt bekannt geworden sind, und dem entsprechend bestehen an gewissen Punkten des Schädels »Zugleisten« von ganz enormer Ausdehnung; so vor Allem am Dache des Labyrinthes, wo sich an der Stelle des Zusammenstosses vom vorderen (inneren) und äusseren Halbeirkelgang eine säbelförmig geschwungene Kante erhebt, welche nach hinten immer mehr an Höhe gewinnt und dabei der ganzen Oberfläche des äusseren Bogenganges aufsitzt. Letzterer wird von ihr noch um ein Beträchtliches überragt, so dass wir in diesem Gebilde mit seiner hinteren, hoch aufragenden Spitze den am weitesten zurückliegenden Theil des ganzen Schädels überhaupt zu erkennen haben (Fig. 104, 106 \*\*).

Die Nische, welche diese merkwürdige Knochenlamelle mit dem äusseren Bogengang auf der Oberfläche der Gehörkapsel erzeugt,



dient den grossen Kaumuskeln zur Einlagerung ganz ähnlich, wie ich dies von *Amphiuma* geschildert habe. Da wo sich der untere Rand des Hinterendes der Knochenleiste frei vom Schädel absetzt, schliesst sich das obere Ende des spießförmigen Tympanicum oder Squamosum an (Fig. 104 *Tp*), wodurch letzteres ein festes Widerlager gewinnt.

Ähnlichen Leisten werden wir wieder in der Reihe der Tritonen begegnen.

Die Parietalia (*P*) sind ein paar kurze platte Knochen, welche sich mit ihren medialen Rändern nach vorn zu tief zwischen die Frontalia (*F*) einkeilen.

Am Zusammenstoss dieser beiden Knochenpaare zeigt sich das Schädelrohr etwas aufgetrieben. In Folge der übermässig gestreckten Stirnbeine besitzt letzteres eine Längen-Ausdehnung wie sie von allen anderen von mir untersuchten Urodelen nicht entfernt erreicht wird. Dabei ist es von einer Schmalheit, wie sie nicht einmal die schon sehr schlanke Schädelkapsel von *Ranodon* (Fig. 70) aufzuweisen vermag. Nur ein geschwänzter Batrachier scheint zu existieren, der in Beziehung auf die Schmalheit des Schädelrohres *Anaides* noch übertrifft, ich meine *Dicamptodon ensatus*; hier jedoch liegt die am meisten eingeschnürte Stelle ungefähr in der Mitte des Schädels, während wir sie bei *Anaides* im vorderen Bezirk der Augenhöhlen treffen. In Beziehung auf die Länge des Knocheneylinders kann *Dicamptodon* mit *Anaides* lange nicht concurriren; bei jenem erscheint die Labyrinth-Gegend des Schädels mit der *Regio naso-ethmoidalis* viel mehr zusammengestossen als hier, wo diese beiden Bezirke durch die langgestreckt ovalen Orbiten sehr weit von einander getrennt sind (Fig. 104, 106).

Die paarigen Zwischenkiefer erstrecken sich bis zu einer die Vordergrenze der Augenhöhlen schneidenden Querlinie auf die Schädeloberfläche herauf und zeigen gerade wie auch das Nasale, Praefrontale und Maxillare eine auf der Einlagerung von Drüsenschläuchen beruhende rauhe Oberfläche.

Praemaxillare und Maxillare betheiligen sich durch starke *Processus palatini* am Aufbau des Gaumendaches (Fig. 106 *M* und *Pmx*). Die medianwärts gehöhlten Oberkieferspangen ragen sehr weit nach rückwärts und zeigen dabei eine Eigenthümlichkeit, welche in der Amphibienwelt als *Unicum* dasteht und erst in der Klasse der Reptilien (Chelonier und Crocodilier) eine Wiederholung finden. Sie verlaufen nämlich nicht, wie bei den übrigen Urodelen in einer

Horizontalebene, sondern springen unter halsartiger Einschnürung am Ende der Zahnreihe winklig nach unten vor (Fig. 105 \*) und wenden sich von da an bogig geschwungen nach hinten und oben.

Diese Configuration scheint mir eine sehr gute physiologische Bedeutung zu besitzen, die sofort klar werden dürfte, wenn man erwägt, dass die Oberkieferspange mit einem grossen Theil ihres unteren Randes (Fig. 105 \*) genau so weit nach abwärts ragt, dass letzterer in das Niveau der Maxillar-Zähne zu liegen kommt. Wir werden in ihm also gewissermassen ein Hilfsorgan der nicht sehr weit nach rückwärts sich fortsetzenden Zähne (vergl. damit den Kieferbogen anderer Salamandriden, Fig. 99, 102, 111, 136, 141) erblicken dürfen, was uns um so weniger überraschen wird, da schon die oben erwähnte enorme Kaumuskulatur und wie ich erst jetzt erwähnen will, die ausserordentliche Grösse der einspitzigen Zähne darauf hinweist, dass die Natur Nichts versäumt hat, um diesen Molch zu einem gefürchteten Raubthier in seiner Art zu gestalten.

Die Abbildungen 105—107 geben einen guten Begriff von der Monstrosität der Zahnbildungen im Ober- und Unterkiefer und zeigen auch, dass *Anaides* hierin sämtliche übrigen Amphibien, vielleicht mit Ausnahme der *Cocilien*, weit hinter sich lässt.

Im Unterkiefer zähle ich 11, im Oberkiefer 9 einspitzige Zähne jederseits, doch lege ich hierauf kein Gewicht, da Andere (z. B. STRAUCH) hierin zu abweichenden Resultaten gelangt sind; es können ja hier Verletzungen, Altersunterschiede etc. mit unterlaufen. In einem andern Punct aber muss ich STRAUCH vollkommen beipflichten, wenn er nämlich angiebt, dass die Zähne von vorn nach hinten abgeplattet seien; ja man kann sie füglich mit einem Apparat von kleinen zweisehnidigen Messern vergleichen, welche einem wohl abgegliederten Sockel aufsitzen.

Ich will noch hinzufügen, dass die Vomero-palatin- und Sphenoidalzähne ungleich kleiner gestaltet sind und mit den homologen Bildungen der *Spelerpes*-Arten und Anderer ziemlich übereinstimmen.

Der Oberkiefer sowohl als das vordere Stirnbein schicken senkrechte Fortsätze herab in die Augenhöhle, eine, wie wir sehen werden, für den Aufbau einer höheren Schädelform (*Tritonen*) sehr bemerkenswerthe Thatsache. Sie bilden bei *Anaides* jedoch noch keinen vollkommen knöchernen Abschluss der Orbita gegen die Na-

senhöhle herein, sondern werden durch den knorpligen Antorbitalfortsatz (Fig. 104, 106 *AF*) ergänzt.

Die Vomero-palatin-Platten sind ganz ähnlich gestaltet, wie bei Batrachoseps und umschliessen gemeinsam mit den Processus palatini des Zwischenkiefers die ovale Mündungsstelle der Intermaxillardrüse.

Das Orbitosphenoid ist sehr ausgedehnt und umschliesst das Foramen opticum, welches von seinem Hinterrande ziemlich weit entfernt liegt (Fig. 106 *Fopt*).

Das langgestreckte; nach vorn nur ganz allmählig sich verschmälernde Parasphenoid (*Ps*) besitzt an seinem Hinterrande eine starke Muskelleiste.

Die Quadratverknöcherung verhält sich in ihrer Stärke und Configuration wie bei Spelerpes.

#### 10) *Desmognathus fuscus*.

Der Schädel dieses Molches hat mein Interesse im allerhöchsten Grade in Anspruch genommen, weil er einen merkwürdigen Collectiv-Typus repräsentirt, worin sich Elemente finden, welche theils zu den Eigenthümlichkeiten des Kopfskeletes der Tritonen theils zu denjenigen der Spelerpes- und der beiden zuletzt beschriebenen Arten von Molchen gehören.

Im Ganzen bekommt man den Eindruck eines festen derbknochigen Gefüges, worin der Schädel vielmehr an *Anaides* als an die Spelerpes-Arten erinnert.

Fünf Punkte sind es, die bei der Dorsal-Ansicht desselben vor Allem in die Augen springen: 1) die ausserordentlich weit nach hinten sich erstreckenden Stirnbeine (Fig. 101 *F*); 2) die grosse Verbreiterung des aufsteigenden Theiles vom Zwischenkiefer (*Pra*), 3) der anscheinende Mangel eines vorderen Stirnbeines, 4) das ungewöhnlich weit auf die Schädeloberfläche sich heraufziehende Corpus maxillae, welches sich bis in die Gegend erstreckt, wo man sonst das Praefrontale zu suchen gewöhnt ist (*M*), 5) die breite, nur mit den Verhältnissen von *Amphiuma* vergleichbare, die Scheitelbeine weit überragende Supra-occipital-Spange (*Os*).

Die kurzen Parietalia (*P*) sind hinten wie nach dem Lineal abgeschnitten und dieser Hinterrand geht fast unter einem rechten Winkel in den Aussenrand des Knochens über, welcher in der Regio prootica seine grösste Breite gewinnt und hier einen senkrecht

absteigenden, dornartigen Fortsatz in die Augenhöhle abschickt. (Vergl. die Tritonen.) Die Fronto-parietal-Naht, sowie die Stirn- und Scheitelnahnt verläuft in mäandrischen Windungen, so dass die betreffenden Knochen, ähnlich wie beim Menschen, zahnradartig in einander greifen und dadurch eine sehr bedeutende Festigung erhalten. Von Orbitalfortsätzen der Stirnbeine kann man kaum reden, auch ist die von mir so genannte Crista ethmoidalis an der Unterflache derselben sehr schwach ausgeprägt. Da wo das Parietale und Frontale am oberen Orbitalrand zusammenstossen, bemerke ich an letzterem einen minimalen dornartigen Fortsatz nach aussen abgehen. So klein und unscheinbar er sich auch ausnimmt, so wichtig wird er in Beziehung auf die Ableitung der einzelnen Schädelformen von einander, ein Punct, den ich später noch einmal besprechen will. Für jetzt genüge es, darauf aufmerksam gemacht zu haben (Fig. 101 *PF*).

Die Nasalia (*N*) sind kleine, unregelmässig dreieckige Knochenschüppchen und schieben sich mit einem abgerundeten Fortsatz weit medianwärts über die Pars ascendens des Zwischenkiefers (*Pra*) herüber. Letztere stellt, wie oben bemerkt, eine breite und zugleich langgestreckte unpaare Knochenlamelle dar, welche sich an ihrem Hinterende gabelig theilt. Bei jungen Exemplaren geht die Spaltung weiter nach vorn und schneidet in das auf der Abbildung 101 deutlich sichtbare, länglich ovale Foramen intermaxillare ein. Die Aehnlichkeit in diesem Stadium mit dem Zwischenkiefer der Tritonen liegt auf der Hand, während mir andererseits die beim erwachsenen Desmognathus vorliegende synostotische Vereinigung der aufsteigenden Fortsätze hinter der Oeffnung ganz isolirt dazustehen scheint.

Auffallend gross treffe ich die vor der Intermaxillar-Oeffnung liegenden Löcher für den Schnauzenast des Trigemini; sie führen nicht, wie bei vielen Urodelen, zuerst in das Cavum intermaxillare und erst von da aus in die Nasenhöhle, sondern stehen mit letzterer in directer Communication (Fig. 101 *n*<sup>2</sup>).

Auch von der Ventralseite her bietet der Vorderkopf und speciell der Zwischenkiefer, sowie die Vomero-palatin-Platten ein sehr bemerkenswerthes Verhalten. Vor Allem ist zu constatiren, dass sich sowohl die Maxille wie das Praemaxillare durch so starke Processus palatini am Aufbau des Mundhöhlendaches theilnimmt, wie wir ihnen nur bei den Tritonen wieder begegnen. Während nun aber bei diesen nur ein einziges grosses, stets in der Mitte zwischen beiden Vomero-palatin-Platten liegendes Loch für die Ausmündung der Zwi-



schienkieferdrüse existirt (Fig. 136 *Ci*), bemerken wir bei *Desmognathus* zwei hinter einander liegende grosse Löcher, wovon das hintere (Fig. 103 *Ci*) mit dem der Tritonen topographisch vollkommen übereinstimmt. Das vordere (Fig. 103 *Ci*<sup>1</sup>) liegt in der trichterartig ausgehöhlten Gaumenplatte des Zwischenkiefers, und wird nach hinten durch die zusammenstossenden *Vomero palatina* (*Vop*) abgeschlossen. Diesen Zusammenstoss der Pflugschar-Gaumenbeine konnten wir bei allen den bisher betrachteten Salamandriden nirgends constatiren; überall handelte es sich vielmehr um eine bis zu den Alveolarspangen des Zwischenkiefers durchgehende Spaltung dieser Knochen (vergl. Fig. 65, 70, 74, 95, 99, 106), eine Eigenthümlichkeit, welche, wie ich gleich im Voraus bemerken will, auch die Gattung *Salamandra*, *Chioglossa* und *Amblyostoma* characterisirt.

Um so mehr musste die Ausnahmestellung von *Desmognathus* meine Aufmerksamkeit erregen und mich auch zu einer Durchforschung der höhern und höchsten Schädelformen in der Urodelenwelt veranlassen. Diese bieten uns, wie ich in meiner Abhandlung über die italienischen Molche ausdrücklich hervorgehoben habe, die Tritonen und die *Salamandrina perspicillata* dar. Hier findet sich nun das durch den nordamerikanischen *Desmognathus* eingeleitete Verhalten fast zur ausnahmslosen Regel erhoben<sup>1)</sup> und hat durch den noch breiteren Zusammenschluss der *Vomero-palatina* vor der Intermaxillar-Oeffnung (Fig. 136, 141) sogar eine Weiterentwicklung erfahren.

Nachdem ich dies einmal festgestellt hatte, war es selbstverständlich, dass ich auch für die vordere, im Gaumendach von *Desmognathus* (Fig. 103 *Ci*<sup>1</sup>) liegende Oeffnung bei anderen Urodelen homologe Bildungen aufzufinden mich bestrebte und ich glaube, diese in dem von mir bei den Tritonen beschriebenen *Canalis incisivus* entdeckt zu haben (vergl. Taf. XII Fig. 83, 87 *Fi* meiner Arbeit über *Salamandrina* und Fig. 111 u. 141 *Fi* dieses Aufsatzes).

Dass dieser Canal im Zwischenkiefer bei den Tritonen viel kleiner ist als bei *Desmognathus*, ja dass er sogar bei einigen, z. B.

<sup>1)</sup> Nur der *Triton helveticus* (vergl. Taf. XII Fig. 87 *Z* meiner Arbeit über die *Salamandrina persp. etc.*) weicht davon ab.

bei *Tr. viridescens*, ganz verschwinden kann, beruht einfach auf einer viel grösseren Ausdehnung resp. innigeren Concrescenz der Processus palatini des Zwischenkiefers zu einer unpaaren Platte (Fig. 136, 141 *Pmx*). Dadurch wird die bei *Desmognathus* hinten noch etwas offene und dadurch auf einen früheren totalen Zerfall des Knochens in zwei Hälften hinweisende grosse Oeffnung auch noch an letzterem Puncte von Knochensubstanz umwachsen und immer mehr reducirt.

Somit wäre für mich der bekanntlich nur bei Urodelen mit unpaarem Zwischenkiefer vorkommende *Canalis incisivus* der Ausdruck eines früher stattgehabten Zerfalles des Praemaxillare in zwei gleiche Hälften. Diese Annahme wird bekanntlich durch die Entwicklungsgeschichte wesentlich gestützt, und wenn ich hinzufüge, dass bei ganz jungen Exemplaren von *Desmognathus* eine bis zum Zwischenkiefer durchgehende Spaltung der Vomero-palatina, genau wie bei allen, einen paarigen Zwischenkiefer besitzenden Urodelen zu constataren ist, so haben wir eine sehr hübsche Parallele zwischen Phylo- und Ontogenese!

Weitere Beziehungen des *Desmognathus* zu den Tritonen werde ich später bei der Besprechung der Zahnstellung zu entwickeln haben; für jetzt hebe ich nur hervor, dass sich die Hinterenden der Vomero-palatina auf dem Parasphenoid-Schnabel weiter nach rückwärts schieben, als diejenigen aller übrigen Salamandriden mit Ausnahme von *Ellipsoglossa* und den Tritonen.

Die Dorsalfläche der Vomero-palatina erinnert durch die an dem medialen Rand jedes Knochens emporspringende Crista sehr an das Verhalten von *Salamandrina persp*. Hier wie dort läuft dieselbe den senkrechten, die Intermaxillarröhle begrenzenden Fortsätzen des Zwischenkiefers entgegen, theiligt sich also bei beiden Thieren in gleicher Weise am Aufbau der knöchernen Nasensecheidewand. Ja noch ein Umstand kommt hinzu, der die Aehnlichkeit zwischen beiden noch frappanter macht. Ich meine die zwischen den zusammenstossenden Knochen übrig bleibende Lücke, wodurch die Nasal- und Intermaxillar-Höhle miteinander in Communication stehen. Erwähnenswerth ist auch vielleicht noch ein den Choanen-Ausschnitt dorsalwärts umziehender Knochenwall (vergl. *Gyrinophilus*).

Das an seinem hinteren Rand zackig ausgeschnittene Parasphenoid (Fig. 103 *Ps*) zeigt in der prootischen Gegend eine starke, flügelartige Verbreiterung und ist auf seiner cerebralen Fläche rin-

nenartig vertieft, ohne dass man jedoch von einer eigentlichen Sella turcica reden könnte. Bei ausgewachsenen Thieren trifft man hier und da eine synostotische Verlöthung des Parasphenoids mit der hinter dem knorpeligen Alisphenoid liegenden Partie der Regio prootica.

Man vergleiche damit meine Notiz über ein ähnliches Verhalten bei *Salamandrina persp.* l. c. pag. 55 und den oben citirten Aufsatz RATHKE's über *Ranodon* (*Dicamptodon*) *ensatus*, wo es folgendermassen heisst: »Hintere Keilbeinflügel, die bei andern geschwänzten Batrachiern fehlen, sind hier deutlich vorhanden. Sie sind aber viel kleiner, als die vordern, sind mit dem Körper des Keilbeins innig verschmolzen und stellen zwei unregelmässig oblonge Platten dar, die nach oben, hinten und aussen aufsteigen, den Paukentheilen der Schläfenbeine anliegen und beinahe bis an das äussere Ende dieser Theile hinreichen.«

Ich bin in Anbetracht der genetisch so verschiedenen Skelettheile, wie sie das der Mundschleimhaut entstammende Parasphenoid einer- und der mit der Labyrinthkapsel sich verlöthende Trabekel (»Regio prootica«) andererseits doch sind, überzeugt, dass es sich bei *Dicamptodon* so wenig als bei *Desmognathus* und *Salamandrina* um eine primäre Zusammengehörigkeit dieser Theile, sondern einfach um eine secundäre Synostose derselben handeln kann.

Betrachtet man diese, von allen Autoren bis jetzt als Unicum angestaunten Verhältnisse von *Dicamptodon* unter dem eben erwähnten Gesichtspunct, so verliert das Thier, wenn auch nicht Alles, so doch Vieles von seiner Ausnahmestellung.

Die *Petroso-occipitalia* lassen auf ihrer Oberfläche nur undeutlich das Relief der halbeirkelförmigen Canäle erkennen, erzeugen dagegen, ganz ähnlich wie *Amphiuma*, an ihrem dem Squamosum zugekehrten Aussenrand eine hohe, der Kaumusculatur zur Einlagerung dienende Leiste. Auf ihrer Unterseite findet sich die weit lateralwärts gerückte Fenestra ovalis (Fig. 103 *Fov*); nach vorn von ihr das Facialis-Loch (*Fac*) und nach hinten die Oeffnung für den Vagus (*Vg*). Die Occipital-Condylen sind zu zwei ungewöhnlich langen Knochenzapfen ausgewachsen (Fig. 101, 103 *Cocc*).

Während die *Petroso-occipitalia* an der oberen Circumferenz des Hinterhauptsloches, wie oben erwähnt, mit breitem Rande zusammenschliessen, bleiben sie am Basal-Umfang desselben durch

eine enge Spalte (Fig. 103 einwärts *Ob*, von einander getrennt. Der dieselbe am frischen Schädel erfüllende Hyalinknorpel ist auf der Abbildung nicht dargestellt.

Das Squamosum (Fig. 101 *Tp*) weicht von demjenigen der Spelerpes-Arten in keiner Weise ab; um so mehr ist dies der Fall bei der Quadrat-Verknöcherung (Fig. 103 *Qu*), welche hier eine Ausdehnung erreicht hat, wie sie nicht einmal bei den Tritonen (Fig. 111 *Qu*) vorkommt. Hier sowohl, wie bei allen übrigen Urodelen kann man es als Regel betrachten, dass dieser Knochen an seinem proximalen, in zwei Fortsätze zerfallenden Ende aus einer mehr oder minder ansehnlichen Knorpelmasse besteht (Fig 95, 99, 106 etc. *Qu*<sup>1</sup>), welche die prootische Gegend von unten und aussen her gabelartig umgreift.

Diese Knorpelmasse ist nun beim erwachsenen *Desmognathus* sehr reducirt, und die obgenannte Knorpelgabel ist zu einer vollkommen knöchernen geworden. Mit der einen Zinke (Fig. 103 *s*<sup>1</sup>) schiebt sie sich unter dem Squamosum an der Aussenseite der prootischen Gegend hinauf, während sie mit der andern (Fig. 103 *s*) die Stelle erreicht, wo das Parasphenoid mit seiner grössten Verbreiterung der Basalfläche der Regio prootica anliegt. Der letztgenannte Fortsatz wirkt wie ein Strebepfeiler für die Gelenkpfanne des Quadratum. Die Quadrat-Verknöcherung erzeugt somit aus sich selbst heraus eine Einrichtung, welche bei anderen Urodelen (*Ellipsoglossa* [Fig. 65 \* hinter *As*], *Ranodon*, *Salamandra*, *Chioglossa*, *Amblystomen*, *Tritonen*, *Salamandrina*) von Seiten des knöchernen Flügelbeins zu seinen Gunsten geleistet wird.

Der Ausschnitt zwischen beiden Zinken der Knochengabel wird von einem kleinen Rest Hyalinknorpel erfüllt; er ist nur auf der Figur 101 *Qu*<sup>1</sup> dargestellt.

Die Orbitosphenoid-Verknöcherung zieht sich auffallend weit nach hinten und trägt das Foramen opticum (Fig. 103 *Fopt*).

Es bleibt mir noch übrig, auf ein merkwürdiges Verhalten des Praefrontale aufmerksam zu machen. Dasselbe liegt nämlich nicht an dem für die übrigen Urodelen gewöhnlichen Punct der Schädel-Oberfläche, sondern nimmt genau jene Stelle ein, wo der von mir so genannte *Processus orbitalis* des vorderen Stirnbeins von *Salamandrina* und den Tritonen die Augenhöhle gegen das Cavum nasale zu zum Abschluss bringt. Wir hätten somit in dem Praefrontale von *Desmognathus* nur ein Theilstück des homologen Knochens der höheren Formen, ein eigentliches Lacrimale zu erblicken.



Jedoch, was das Merkwürdigste ist: die Knochenlamelle liegt nicht isolirt in der Augenhöhle, sondern hängt durch eine zarte Knochenbrücke mit dem vorderen, äusseren Winkel des Hauptstirnbeins zusammen (Fig. 103 *Pf* \*), documentirt somit ihre Zusammengehörigkeit mit letzterem Knochen. Nach abwärts sitzt sie der zahntragenden, die Choane (*Ch*) von rückwärts begrenzenden Querspange des Vomeropalatin's (*Vop*<sup>1</sup>) satt auf, während sie von oben her durch den Hinterrand des Corpus maxillae (Fig. 101 *M*) gedeckt wird; sie wird demgemäss von den beiden Knochen förmlich in die Klemme genommen. In keinem Anschluss steht sie — und das unterscheidet sie von dem homologen Gebilde der Tritonen und von Salamandrina — mit der medianwärts gehöhlten und von Knorpel ausgegossenen Oberkieferspange sowie mit dem Vorderrande des Orbitosphenoids. Durch die mit letzterem erzeugte weite Lücke tritt ein grosses Gefäss und der Hauptstamm des Ramus nasalis Trigemini, während ein zarter Seitenast desselben in einer im Praefrontale selbst liegenden, feinen Oeffnung verschwindet. Letzteres ist der sonst erst im Cavum nasale vom Hauptstamm sich abgliedernde und später den Oberkiefer durchbohrende Ramus infraorbitalis.

Am Unterkiefer ist nur der spitz ausgezogene obere Winkel des Angulare zu erwähnen. Er dient der starken Sehne eines Muskels zum Ansatz, welcher am Processus spinosus atlantis entspringt und über die Labyrinth- und Scheitelbein-Gegend herüber sich erstreckt. Er wird schon auf der Schädeloberfläche sehnig und nach ihm hat wohl das Thier seinen Namen erhalten.

---

Nachdem ich nun von den Schädeln einer ganzen Reihe von Urodelen die einzelnen Details geschildert habe, erübrigt mir noch, zwei Merkmale hervorzuheben, welche sämtlichen Arten gemeinsam sind und deshalb auch gleichzeitig zur Sprache kommen sollen.

Der eine Punct ist negativer, der andere positiver Natur; ersterer betrifft den absoluten Mangel eines knöchernen Flügelbeins, letzterer die Bezahnung, die ich etwas eingehender betrachten werde. Zuvor jedoch fasse ich die Namen der hierbei in Betracht kommenden Urodelen noch einmal in übersichtlicher Weise zusammen.

Die Gattung:	Spelerpes	in allen Arten,
-	-	Plethodon,
-	-	Gyrinophilus,
-	-	Batrachoseps,
-	-	Anaides,
-	-	Desmognathus,
-	-	Hemidaetylium,
-	-	Heredia.

Die beiden letztgenannten Arten standen mir leider nicht selbst zur Verfügung und was ich darüber mittheile, habe ich dem STRAUCH'schen Werke entnommen.

Alle diese Molche nun zeigen auf der Unterfläche des Parasphenoids eine grössere oder kleinere Menge von büsten- oder hechel-förmig angeordneten Zähnen, welche auf zwei Platten von poröser, rauher Knochensubstanz stehen und einen gewissen Grad von Beweglichkeit besitzen, d. h. nach hinten etwas umlegbar sind. Diese Eigenschaft theilen sie mit den Zahnbildungen gewisser Fische und Urodelen-Larven, worauf erst in neuester Zeit von O. HERTWIG: Ueber das Hautskelet der Fische, Dieses Jahrb. Bd. 2 wieder aufmerksam gemacht worden ist.

Die beiden zahntragenden Knochenlamellen stossen bei einigen Arten in der Mittellinie des Parasphenoids so eng aneinander, dass sie als eine einzige untrennbare Masse imponiren könnten; das wahre Verhalten nimmt man erst deutlich wahr, wenn man den Schädel eine Zeit lang in eine siedende schwache Aetzkalilösung setzt. Dies gilt für *Plethodon* (Fig. 74), *Spelerpes*, *Batrachoseps* (Fig. 95 *Sph Z*) und *Anaides* (Fig. 106 *Sph Z*). Bei den übrigen Arten der aufgestellten Liste handelt es sich stets um zwei wohl geschiedene Gruppen, die bei *Desmognathus* (Fig. 103 *Sph Z*) und *Heredia* nur mit ihren Vorderenden nahe beisammen liegen oder sich sogar berühren.

Was die Ausdehnung der zahntragenden Platten anbelangt, so trifft man sogar in einer und derselben Gattung die grössten Schwankungen; so z. B. bei *Plethodon* (Fig. 74), wo sie unter vier von mir untersuchten Exemplaren bei dreien mit den Vomero-palatin-Zähnen unmittelbar zusammenstiessen und nur einmal durch einen kleinen Zwischenraum von ihnen getrennt blieben. Sie stellten stets zwei keulenförmige, hinten stark aufgetriebene und vorn sich verjüngende Platten dar, auf welchen die Zähne in Querreihen angeordnet waren.

Ganz dasselbe gilt für vier von mir untersuchte Spelerpes-Arten, so dass ich gar nichts hinzuzufügen brauche. Es waren dies sämtlich ausgewachsene Thiere, so dass ich nicht beurtheilen kann, wie sie sich bezüglich dieses Punctes im Jugendzustand verhalten. Von *Spelerpes fuscus* (Geotriton) ist mir dieses zu ermitteln möglich gewesen und ich habe seiner Zeit (l. c.) darüber Mittheilung gemacht. Die Ergebnisse waren folgende: Das Parasphenoid wird von einer einzigen, zahntragenden Platte bedeckt, welche nach vorn bis an die Vomero-palatin-Zähne stösst. Beim Heranwachsen des Individuums erfolgt nun an eben dieser vordersten Stelle der Zahnplatte eine Resorption, welche allmählig nach hinten fortschreitet und schliesslich auch in der Median-Linie Platz greift. Daraus resultirt nun Zweierlei für den erwachsenen Schädel: erstens finden wir die Sphenoidalzähne stets durch einen ansehnlichen Zwischenraum von den Vomero-palatin-Platten getrennt und zweitens zeigt sich die zahntragende Knochenplatte in zwei symmetrische Seitenhälften gespalten.

Bei *Gyrinophilus* ragen die zahntragenden Lamellen zeit lebens bis an die Vomero-palatin-Zähne, welche letztere sich continuirlich in die Sphenoidalzähne fortzusetzen scheinen. Sieht man aber genauer zu, so wird man gewahr, dass beide Zahnarten eine sehr verschiedene Unterlage besitzen; so handelt es sich in der Vomero-palatin-Gegend um die zwei bekannten festen Lamellen, während die gleich dahinter beginnenden Sphenoidalzähne in der oben geschilderten, brüchigen und porösen Knochensubstanz stecken. Letztere ist hier auf zwei schmale, nach hinten zu etwas verbreiterte und zugleich etwas von einander divergirende Streifen reducirt, worauf die Zähne derartig angeordnet sind, dass man an jene mittelalterliche Waffe erinnert wird, die den Namen »Morgens-tern« trug. Sieht man davon ab und fasst nur die langen, schmalen Lamellen in's Auge, so könnte man bei oberflächlicher Betrachtung des Schädels an die Salamandrida mecodonta erinnert werden. Ich komme darauf später noch einmal zurück.

Die Zahnplatten von *Anaides* (Fig. 106 *Sph Z*) verhalten sich in ihrer Ausdehnung ungefähr wie beim erwachsenen *Spelerpes fuscus*, d. h. sie erreichen lange nicht die Vomero-palatina, haben also wie dort eine Reduction erfahren. Sie stehen jederseits in 12 schrägen Reihen und lange nicht so dicht, wie bei den übrigen Arten, sind jedoch wie überall mit ihrer Spitze nach rückwärts gebogen.

Noch einer grösseren Reduction sind die Sphenoidal-Zähne von *Desmognathus* (Fig. 103 *Sph Z*) unterworfen, was mir, wie

schon früher angedeutet, für die phylogenetische Stellung des Thieres von grossem Belang zu sein scheint.

Wir haben es hier offenbar mit dem allmäligen Erlöschen einer auf einen sehr grossen Thierkreis (Sela-chier, Teleostier, Urodelen) sich erstreckenden Erscheinung zu thun.

Was von Geschlecht zu Geschlecht fortgepflanzt war, verschwindet nun und zwar nicht auf einmal, sondern ganz allmählig, um anderen Factoren Platz zu machen, welche den Weg zu einem ganz neuen Typus anbahnen.

Als solche sind vor allem die schon oben besprochenen, auf dem Parasphenoid weiter als irgendwo anders unter den lechriodonten Salamandriden nach rückwärts rückenden Vomero-palatina hervorzuheben. Mit ihnen oder vielmehr auf ihnen werden die bei den Plethodonten, bei Gyrinophilus und den verschiedenen Spelerpes-Arten entweder ganz quer oder nur mässig schräg stehenden Vomero-palatin-Zähne unter einem nach vorn offenen Winkel nach rückwärts verschoben. Noch weiter ist dies Verhalten gediehen bei Ellipso-glossa und wenigstens angebahnt sehen wir es bei Batrachoseps<sup>1)</sup> und Anaides (Fig. 95 u. 106).

Ob sich Heredia und Hemidactylium hierin an Desmognathus anschliessen, kann ich nicht entscheiden; jedenfalls wäre eine genaue Untersuchung dieser Arten von grossem Interesse und würde vielleicht zu sehr werthvollen Uebergangsformen verhelfen.

Mag es sich nun um grosse oder kleine Zahnplatten an der Parasphenoid-Basis handeln, immer ist der Zusammenhang mit letzterer ein sehr lockerer und manche Zahnlamellen lassen sich mit der Nadel ohne weitere Anstrengung von der Mundschleimbaut abheben, die ihr einziges Befestigungsmittel bildet. Derselbe lockere Verband besteht, wie ich schon an einem andern Orte berichtete, auch bei ganz jungen Spelerpes-Arten. Etwas fester finde ich ihn bei Batrachoseps, allwo die zwei ovalen, mit Zähnen förmlich gepflasterten Lamellen den grössten Theil des Parasphenoids bedecken (Fig. 95 *Sph Z*).

Schabt man die Zähne sorgfältig von ihrer Unterlage ab, so erhält man ein zierliches, aus Knochenbälkchen bestehendes Netzwerk mit runden und ovalen Maschenräumen. Ich habe dies in meiner

<sup>1)</sup> Bei diesem Molch stehen die Vomero-palatin-Zähne in 3—4 Reihen hintereinander, wie bei Salamandridenlarven.



Arbeit über *Salamandrina persp.* etc. auf Taf. XVII, Fig. 140 dargestellt.

Was endlich die feinere Histologie der Sphenoidal-Zahnplatten anbelangt, so haben mich meine Untersuchungen Folgendes gelehrt: Es handelt sich dabei nicht, wie ich früher glaubte, um alveolenartige Räume in die die Zähne eingelassen sind, auch nicht um eine ligamentöse Befestigung der Zähne auf sockelartigen Bildungen nach Art der von O. HERTWIG von den Panzerwelsen beschriebenen, sondern Zahn und Zahnplatte bildet ein vollständiges Continuum. Man hat es also nicht sowohl mit wohl differenzierten Zähnen, als vielmehr mit einer von Hohlräumen durchzogenen kuchenartigen Masse zu thun, welche gegen die Mundhöhle herein eine grössere oder geringere Anzahl von spitzen, zackigen Fortsätzen entwickelt. Je einer der obgenannten Hohlräume zieht sich in eine solche Zacke herab und ist von seinen Nachbarn durch Scheidewände von sehr schwankender Stärke getrennt (Fig. 116 *Sph* Z). Im Innern finden sich Odontoblasten in grosser Masse angehäuft und letztere bilden auch ein starkes Lager zwischen der Unterfläche des Parasphenoids und dem in Frage stehenden Gebilde. Sie sind auf der Figur nicht abgebildet. Diese zackigen Bildungen verhalten sich histiologisch ganz wie die von HERTWIG beschriebenen Zähne der Salamander und Tritonen, d. h. sie besitzen eine Doppelspitze, Zahnröhrchen etc. Bei entkalkten Schädeln ist hiervon Nichts zu erblicken. Während sich das Parasphenoid wie alle übrigen Schädelknochen in Carmin intensiv roth färbt, zeigen jene subsphenoidalen Zahnplatten kaum einen Anflug von rother Farbe und stehen von den eingelagerten Odontoblasten scharf ab.

Wenn nun die zahnartigen Bildungen, trotzdem sie mit einer gemeinsamen Basalplatte continuirlich zusammenhängen, wie oben erwähnt, einen gewissen Grad von Beweglichkeit besitzen, so beruht dies auf der ihnen innewohnenden Elasticität: drückt man sie aber kräftig nieder, so brechen sie ab, man erhält jene früher schon besprochene netzartige Lamelle.

(Fortsetzung im 4. Heft.)

---

„Bezüglich der in vorstehendem Aufsatz citirten Figuren wird, insofern sie nicht auf den beigegebenen Tafeln enthalten sind, auf die zu Anfang des vierten Heftes des Morph. Jahrbuchs erscheinende Fortsetzung verwiesen.“

## Erklärung der für sämtliche Tafeln gültigen Bezeichnungen.

### A. Bezeichnungen am Primordialcranium.

- NK* Nasenkapsel.  
*Sept* und *IS* Internasal-Septum.  
*Tr*<sup>1</sup> u. *Tr*<sup>2</sup> Vorderste Ausläufer der Trabekel.  
*Tr* Trabekel.  
*Eth* Lamina cribrosa (Ethmoid).  
*AF* Antorbital-Fortsatz.  
*HNK* Häutige Nasenkapsel.  
*KZ* Knorpelzapfen, eine Commissur bildend zwischen den beiden Vorderenden der Vomero-palatina von Amphiuma.  
*Trab. Platte* Trabekular-Platte in der Regio ethmoidalis.  
*Os (Tr)* Orbitosphenoid, vorderer Abschnitt des Trabekels.  
*Osc* Vorderstes, hyalines Ende der Schädelbalken.  
*Pa.* Processus anterior des Nasengerüstes (Stützpfeiler für die Praemaxille).  
*Mc* Knorpeliger Maxillarfortsatz des Nasengerüstes.  
*rr'* Zweiwurzelliger Ursprung der Nasenkapsel vom Vorderrand des Trabekels.  
*CC* Processus quadrato-trabecularis.  
*Qu*<sup>1</sup> Quadratum cartilagineum.  
*Ptc* Pterygoideum cartilagineum  
*Pca* Pars cartilaginea der Labyrinthkapsel.  
*Ob* Basi-occipitale } Knorpelplatte.  
*Os* Supra-occipitale }  
*Op* Operculum (Columella).  
*Prop* Processus opercularis (Stiel der Columella).  
*Cocc* Condylī occipitales.  
*As* Alisphenoid = hinterer Bezirk des Trabekels.  
*HF* Hinterer, mit dem Hyoidbogen durch ein Ligament verbundener Fortsatz des Quadratum.  
*MK* MECKEL'scher Knorpel.  
*GS* Proximales Ende des letzteren = Articulare.  
*1* und *2* zwischen *Qu* und *As* bezeichnet die beiden Verbindungsschenkel dieser Theile des Suspensorial-Apparates mit dem Pterygoid.

<i>AH</i>	Aeussere Haut.
<i>MS</i>	Mundschleimhaut.
<i>Bg</i>	Bindegewebe.
<i>DD</i> <sup>1</sup>	Drüsenschläuche.
<i>GK</i>	Gelenkkopf.
<i>BgM</i>	Bindegewebsmembran.
<i>Lgt</i>	Ligament.
<i>Atl</i>	Atlas.
<i>G</i>	Gefäss.
<i>Kn</i>	Knorpel.
<i>Mu</i>	Muschel.
<i>FlE</i>	Flinnerepithel.
<i>prn</i>	Praemaxillar-Fortsatz der hyalinen Nasenkapsel.

## B. Bezeichnungen der Knochen.

<i>Pmx</i>	Praemaxillare.
<i>M</i>	Maxillare.
<i>F</i>	Frontale.
<i>Pf</i> und <i>Pf</i> <sup>1</sup>	Praefrontale I und II.
<i>P</i>	Parietale.
<i>P</i> <sup>1</sup> — <i>P</i> <sup>4</sup>	Fortsätze des letzteren.
<i>Pet</i> , <i>Pet</i> <sup>1</sup> u. <sup>2</sup>	Die verschiedenen Bezirke des Petroso-occipitale.
<i>Tp</i>	Tympanicum (Squamosum).
<i>Pdsc</i>	Pars descendens
<i>tp</i> <sup>1</sup> — <i>tp</i> <sup>3</sup>	Verschiedene Fortsätze } des letzteren.
<i>Qu</i>	Quadratum osseum.
<i>PP</i>	Pterygo-palatinum.
<i>Pt</i>	Pterygoideum osseum.
<i>Ps</i>	Pärasphenoid.
<i>SphZ</i>	Sphenoidal-Zähne.
<i>Vo</i>	Vomer.
<i>Pal</i>	Palatinum.
<i>Vp</i> u. <i>Vop</i>	Vomero-palatinum.
<i>Eth</i>	Knöcherne Lamina cribrosa (Trabekel-Concreescenz).
<i>Os</i>	Knöcherner Schädelbalken.
<i>De</i>	Dentale.
<i>Ang</i>	Angulare.
*	Operculare.
<i>Pru</i>	Processus uncinatus.
<i>SF</i>	Senkrechte Fortsätze.
<i>N</i>	Nasale.
<i>oss</i>	Ossificationsstelle des Trabekels bei Proteus.
<i>Prpa</i>	Proc. orbitalis des Scheitelbeins bei Amphiuma.
<i>Olat</i>	Occipitale laterale.
<i>Spo</i>	Septum osseum.
<i>Sca</i>	Septum cartilagineum.
<i>Pra</i>	Processus ascendentes des Praemaxillare.
<i>Bgg</i>	Bogengänge.
<i>ZZ</i>	Vomero-palatin-Zähne.

<i>PF</i>	Processus postfrontalis.
<i>HF</i>	Hakenfortsätze des Stirnbeins.
<i>Pr. pal</i>	Processus palatinus.
<i>Pr. orb</i>	Processus orbitalis.
<i>Fas. K</i>	Faserknorpel.

### C. Bezeichnungen der Höhlen, Oeffnungen und Nerven.

<i>Cav. cran</i>	Cavum cranii.
<i>Lab</i>	Labyrinth.
<i>Cav. nas</i>	Cavum nasale.
<i>Ci</i>	Cavum intermaxillare resp. internasale.
<i>Fi</i>	Foramen incisivum.
<i>Font</i>	Fontanelle.
<i>Ch</i>	Choane.
<i>Apn</i>	Apertura nasalis externa.
$n-n'-n^2$	Letzte Endäste des Ramus nasalis Trigemini.
<i>Olf</i>	Olfactorius.
<i>Oc</i>	Oculomotorius.
<i>Opt</i>	Opticus.
<i>Tg</i>	Trigeminus.
<i>Fac</i>	Facialis
<i>Vg</i>	Vagus (mit Accessorius und Glossopharyngeus).
<i>Fopt</i>	Foramen opticum.
<i>Folf</i>	Foramen olfactorium.
<i>Fov</i>	Fenestra ovalis.
<i>Ge</i>	Gehirn.
<i>RS</i>	Riechschleimhaut.

### D. Bezeichnungen des Zungenbein-Kiemens-Bogen-Apparates.

<i>KeH</i>	Keratohyale.
<i>HpH</i>	Hypohyale.
<i>BsH</i>	Basihyale.
<i>Bbr I. II.</i>	Erstes und zweites Basibranchiale.
<i>Kebr I.—III.</i>	Erstes bis drittes Keratobranchiale.
<i>Epbbr I.—IV.</i>	Erstes bis viertes Epibranchiale.
<i>Oth</i>	Os thyreoideum.
<i>Sp</i>	Knorpelspange.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XIX.

- Fig. 1. Menobranchus lateralis; Schädel von oben. Das Dach der rechten Nasenkapsel ist abgetragen.
- Fig. 2. Derselbe Schädel von unten. Das Parasphenoid ist zur Hälfte entfernt.



- Fig. 3. Vorderkopf von *Menobbranchus lateralis* nach Entfernung der knorpeligen Nasenkapsel.  
 Fig. 4. Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat desselben Thieres.  
 Fig. 5. Vorderkopf von *Menobbranchus lateralis* von der Seite.  
 Fig. 6. Schädel eines jungen Axolotl von unten. Auf der einen Seite sind die Deckknochen der Mundhöhle entfernt, wodurch der Primordialschädel in seiner ganzen Ausdehnung blossliegt.  
 Fig. 7. Schädel von *Amphiuma tridactylum* von oben.  
 Fig. 8. Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat desselben.  
 Fig. 9. Schädel desselben von der Unterfläche.  
 Fig. 10. Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat von *Siren lacertina*.  
 Fig. 11. Schädel von *Siren lacertina* von oben.  
 Fig. 12. Derselbe von unten.  
 Fig. 13. Unterkiefer von *Siren lacertina* von der Innenseite.

## Tafel XX.

- Fig. 14. Schädel von *Proteus anguinus* von oben.  
 Fig. 15. Derselbe von unten.  
 Fig. 16. Der Unterkiefer von *Proteus anguinus* von der Innenseite.  
 Fig. 17. Seitenansicht des Schädels von *Amphiuma tridactylum*.  
 Fig. 18. - - - - *Siren lacertina*.  
 Fig. 19. - - - - *Proteus anguinus*.  
 Fig. 20. Zwischenkiefer und Stirnbein von *Amphiuma tridactylum*.  
 Fig. 21. } *Cryptobranchus japon.* { Schädel von oben.  
 Fig. 22. } - - - - - { - - - - - unten.  
 Fig. 23. } *Menopoma alleghaniense* { von der Seite.  
 Fig. 24. } - - - - - { von oben.  
 Fig. 25. } - - - - - { von unten.

## Tafel XXI.

- Fig. 26. Horizontaler Flächenschnitt durch den Vorderkopf von *Salamandrina persp.*  
 Fig. 27. Ein eben solcher von *Triton taeniatus*.  
 Fig. 28. - - - - - *Axolotl*.  
 Fig. 29. Horizontaler Flächenschnitt durch den Vorderkopf vom Axolotl, wenige Millimeter oberhalb der Mundschleimhaut.  
 Fig. 30. Frontalschnitt durch das Cavum internasale desselben Thieres.  
 Fig. 31. Totalansicht des Axolotl-Schädels von unten.  
 Fig. 32. } Sagittalschnitte durch den Vordertheil desselben; Fig. 33 geht genau  
 Fig. 33. } durch die Medianebene.  
 Fig. 34. Frontalschnitt durch das knorpelige Nasengerüst desselben.  
 Fig. 35. - - - - die Schnauzengegend von *Triton viridescens*.  
 Fig. 36. - - - - den vordersten Abschnitt der Gehirnkapsel vom Axolotl.  
 Fig. 37. } Erster und zweiter Frontalschnitt durch die Schnauzengegend von  
 Fig. 38. } *Menobbranchus lateralis*.  
 Fig. 39. Frontalschnitt durch die Schnauzengegend von *Salamandrella*.

- Fig. 40. }  
 Fig. 41. } Drei Frontalschnitte durch den Schädel von *Menobranchus*.  
 Fig. 42. }  
 Fig. 43. Frontalschnitt durch die Schnauzengegend von *Plethodon glutinosus*.  
 Fig. 44. Schädel des Axolotl von oben.  
 Fig. 45. Frontalschnitt durch die Mitte der Regio internasalis von *Spelerpes fuscus*.  
 Fig. 46. }  
 Fig. 47. } Frontalschnitte durch den Schädel von *Menobranchus lateralis*.  
 Fig. 48. Frontalschnitt durch die Internasal-Gegend eines mexicanischen *Spelerpes* (spec?).  
 Fig. 49. Derselbe Schnitt von *Plethodon glutinosus*.  
 Fig. 50. Frontalschnitt durch die Labyrinthgegend von *Menobranchus*.  
 Fig. 51. Schnitt durch die Nasenscheidewand von *Salamandrella*.

## Tafel XXII.

Fig. 52—63. Frontalschnitte durch den Vorderkopf von *Amphiuma tri-dactylum*. Fig. 52 beginnt in der Schnauzengegend und Fig. 63 endigt im vorderen Bereich der Hirnkapsel.

## Tafel XXIII.

- Fig. 64. }  
 Fig. 65. } *Ellipsoglossa naevia* { Schädel von oben.  
 - - - - - von unten.  
 Fig. 66. Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat desselben Thieres.  
 Fig. 67. Schädel von *Ellipsoglossa* mit einziger Erhaltung der Vomero-palatina, des Parasphenoids und der Petroso-occipitalia.  
 Fig. 68. Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat von *Ranodon sibiricus*.  
 Fig. 69. Obere }  
 Fig. 70. Untere } Schädelansicht desselben Molches.  
 Fig. 71. Obere }  
 Fig. 72. Untere } Schädelansicht von *Salamandra atra*.  
 Fig. 73. Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat eines jungen Axolotl.  
 Fig. 74. Schädel des *Plethodon glutinosus* von unten.  
 Fig. 75. Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat von *Amblystoma punctatum*.  
 Fig. 76. } Obere } Schädelansicht desselben Molches. Beide gehören verschiede-  
 Fig. 77. } Untere } nen alten Thieren an.

Bemerkungen zum  
Beitrag zur Anatomie und Histologie der Asterien  
und Ophiuren <sup>1)</sup>.

Von

Dr. Wichard Lange.

---

Vorläufig nicht in der Lage, meine in diesem Jahrbuche veröffentlichten Untersuchungen fortzusetzen, will ich es wenigstens nicht unterlassen, den Bestand gewisser Thatsachen, welche von andrer Seite in Zweifel gestellt worden sind, hervorzuheben und einige Notizen nachzutragen.

Ich gedenke zunächst der radialen Wassergefässe von *Ophiura texturata* (Forbes) und *Ophioscolex glacialis* (Müll. Trosch.) mit Hinblick auf das von SIMROTH über die Wassergefässe von *Ophiactis virens* (Sars) Beigebrachte. (Anatomie und Schizogonie der *Ophiactis virens* Sars. Ein Beitrag zur Kenntniss der Echinodermen von Dr. HEINRICH SIMROTH. Zeitschrift für wiss. Zool. Bd. XXVII Hft. 4.) Abgesehen davon, dass sich die Weite der Hauptstämme nach der Spitze der Arme zu allmählig verjüngt, variirt dieselbe bei den genannten Species regelmässig in engeren Grenzen. In der Mitte zwischen je zwei Wirbeln findet sich allemal der geringste Durchmesser des Gefässes; unter den Wirbeln, wo die Zweige zu den Saugfüsschen abgehen, ist der Durchmesser ein weit beträchtlicherer. Während des Verlaufes von einem Knotenpunkte zum andern verjüngt sich das Gefäss bei *Ophioscolex glacialis* ganz allmählig bis zum Minimum, um ebenso allmählig wieder zum Maximum anzuschwellen, während bei der *Ophiura texturata* die Verjüngung plötzlicher vor sich geht, so dass die weiteren Theile ein sackartiges

---

<sup>1)</sup> Morphol. Jahrb. Bd. II Heft 2.

Aussehen erhalten. Der grösste Durchmesser des Gefässes betrug bei ausgewachsenen Thieren in den mittleren Armtheilen für *Ophioscolex glacialis* 0,105 Mm., *Ophiura texturata* 0,14 Mm.; der kleinste für *Ophioscolex glacialis* 0,03 Mm., *Ophiura texturata* 0,05 Mm. Der geringste Durchmesser eines zugehörigen Zweiges zum Saugfüsschen maass bei *Ophioscolex glacialis* 0,02 Mm., *Ophiura texturata* 0,04 Mm. Die Zweige beginnen mit breiterer Basis, um sich allmählig zu verjüngen und kurz bevor sie mit keilförmigem Endstücke sich in das Saugfüsschen einsenken, wieder zu erweitern. Sowohl bei *Ophiura texturata* als auch bei *Ophioscolex glacialis* ist der Verlauf der Zweige nicht so complicirt, wie SIMROTH auf Grund seiner Beobachtungen an der Species *Ophiactis virens* vermuthet, sondern ein directer zum Saugfüsschen, wie ich ihn abgebildet habe. Bei *Ophioscolex glacialis* sind die Zweige dem Rücken etwas mehr zugekrümmt als bei der *Ophiura texturata*.

Der histiologische Bau sowohl des Stammes als auch der Zweige ist — ebenfalls bei beiden Species — ein höchst charakteristischer. Auf den ersten Anblick haben die Röhren in allen ihren Theilen ein vollkommen tracheenartiges Aussehen. Bei näherer Untersuchung, welche ich bei der *Ophiura texturata* anstellte, unterscheidet man eine starke homogene äussere Membran, wie SIMROTH sie schildert. Dieser äusseren Membran liegen an der Innenseite regelmässig angeordnete Reifen an, welche mit einer inneren feineren Membran in festem Zusammenhange stehen. In der letzteren liessen sich durch Färbung leicht zahlreiche Kerne aber keine Zellgrenzen nachweisen. Wir hätten also hier, was die Ringfasern anbetrifft, einen ähnlichen Bau vor uns, wie ihn HOFFMANN und TEUSCHER für die Ampullen, jener auch für die radialen Ambulacralgefässe der Echinen schildert. (Zur Anatomie der Echinen und Spatangen von Dr. C. K. HOFFMANN. Niederl. Arch. für Zool. Bd. I 1871. — Beiträge zur Anatomie der Echinodermen. Von Dr. REINHOLD TEUSCHER. Jenaische Zeitschr. für Naturwiss. Bd. X (III) Heft 3 u. 4.) Auch bei der *Ophiura texturata* hat der Querschnitt der lichten scharf contourirten Reifen eine rundliche Gestalt, wie man auf Längsschnitten durch das Gefäss wahrnimmt. Zugleich zeigt sich auf solchen Schnitten sowie an Zerzupfungspräparaten, dass die äussere Membran an der Innenseite rinnenförmige Vertiefungen enthält, in welche jene Reifen eingreifen. Vielleicht hat man es übrigens nirgends mit eigentlichen Ringen zu thun, da es mir gelungen ist einen Streifen der innern Membran spiralig abzurollen, welcher bedeutend länger als der Umfang des



Gefässes vier getrennt neben einander verlaufende Fasern aufwies. Hinsichtlich der Anordnung der Reifen in den verschiedenen Theilen des radialen Wassergefässes sind folgende Unterschiede zu bemerken. In den weiten Theilen des Hauptstammes ist der Abstand je zweier Reifen weit bedeutender als in den engeren und in den Zweigen. Dort bestimmte ich denselben in der Nähe des Discus auf 0,005—0,009 Mm., hier auf 0,001—0,003 Mm. An Stellen wo sich der innere Schlauch sammt den Reifen von der äusseren Membran durch Schrumpfung losgelöst hat, liegen die Reifen dicht neben einander und zeigen Faltungen und Krümmungen, welche wohl durch die bedeutendere Schrumpfung der Zwischenmasse hervorgerufen werden. Es wird schwer zu entscheiden sein, ob wir in diesen Gebilden Muskeln zu sehen haben, wie HOFFMANN für die Wassergefässe und Ampullen der Echinin und SIMROTH für bestimmte Stellen des Hauptgefässes der *Ophiactis virens* annimmt, oder Bindegewebe, wie TEUSCHER für die Ampullen der Seeigel. In ersterem Falle würde jedenfalls der Grund, welchen SIMROTH für die Beschränkung der Fasern bei *Ophiactis virens* angibt, hinfällig. Auch bei der *Ophiura texturata* färben sich die Reifen schwach oder gar nicht durch Carmin, sind manchmal durch feinere Querfasern verbunden und ragen aus abgerissenen Stücken der inneren Membran wie elastische Fäden hervor. Jene charakteristische doppelte Schrägstreifung, welche den Zwischenwirbelmuskeln der *Ophiura texturata* zukommt, fehlt, scheint aber auch nicht allen Muskeln des Thieres eigenthümlich zu sein.

TEUSCHER bestreitet für die Ophiuren Ganglienmassen, welche der dorsalen Seite des Bandes aufgelagert sind. Ich kann darauf nur erwidern, dass bei der *Ophiura texturata* diese Gangliennmassen ganz unzweifelhaft und in solcher Ausdehnung vorhanden sind, dass man schlechterdings gar nicht anstehen kann, sie als Ganglienknoten zu bezeichnen, gleichviel ob die Fasermasse des Bandes die Längscommissuren bilde, ob nicht. In allen Metameren sind sie zu finden, wenn nur das Thier gut erhalten ist. Die Grösse der Ganglienzellen ist eine ganz beträchtliche. Ich maass ovale Zellen aus der Mitte des Armes, deren längster Durchmesser 0,02 Mm. betrug mit Kernen von 0,007 Mm. und Kernkörperchen von 0,002 Mm. Durchmesser. Meine Längscommissuren könnten, wie ich angedeutet (pag. 267) höchstens feinere Muskelnerven sein, welche aus den Ganglienknoten hervorgehend sich eine Strecke weit auf dem Bande hielten, um erst zwischen zwei Wirbeln dasselbe zu verlassen und

zu den Muskeln zu treten. Besonders die Stränge, welche die Zweige des Bauchgefässes kreuzen, gehen conisch aus den Ganglienknotten hervor und liegen bis zu einer bestimmten Strecke sicher dem Bande an. Ich will hier zugleich nachholen, dass die Nerven im unversehrten Zustande nicht platt sondern cylindrisch erscheinen. Mit der Thatsache, dass es Ganglienmassen gibt, welche in das Lumen der Nervencanäle hineingewölbt sind, wird man sich hier ein für alle Mal zu befreunden haben.

Wie für die *Ophioglypha texturata* die Ganglienmassen, so kann ich für *Asteracanthion rubens* der Ostsee die gezeichnete Wölbung der Zellplatten, welche TEUSCHER in Frage stellt, nur nochmals constatiren. In Betreff der von ihm beschriebenen Ganglienzellen des Bandes, welche den Hautzellen anliegend von mir vollkommen übersehen sein sollen, weise ich erstens auf die von mir erwähnten Lückenzellen ohne Stab hin (pag. 253). Zweitens betone ich nochmals, dass bei *Asteracanthion rubens* der Zellenleib und Kerne in verschiedener Höhe und Ausdehnung am Stabe befestigt sein und sich, wie angegeben, zwischen einander schieben können. Gerade an der Grenze zwischen Zelldecke und Fasermasse des Bandes finden sich sehr häufig grosse Kerne und Kernkörperchen am Stabe befestigt, welche sich gut färben. Eine Verbindung der stäbchenlosen Zellen mit der Fasermasse des Bandes habe ich ebenso wenig wie TEUSCHER gefunden. Die Varicosität der Stäbchen ist bei *Asteracanthion rubens* der Ostsee nur im Augenkolben auffällig. Es scheint übrigens, als wenn die Stäbchenzellen Gebilde sind, welche bei verschiedenen Echinodermen auf sehr verschiedenen Stadien der Umwandlung angetroffen werden. Die wahre Natur derselben erscheint mir aber durch den Vergleich, welchen ich mit anderm Epithel des Seesterns angestellt habe, völlig klargelegt.

Schliesslich will ich noch erwähnen, dass bei der *Ophiura texturata* die Bauchplatten der Arme eine viel untergeordnetere Rolle als bei andern Ophiuren spielen. Fast in der ganzen Länge des Armes vereinigen sich die Seitenplatten auf der Bauchseite mittelst einer Nath in der Mittellinie, so dass man an jeder Platte ein horizontales Bauchstück und ein fast rechtwinklig davon abgehendes gekrümmtes Seitenstück unterscheiden kann. Die Bauchplatten keilen sich zwischen die Bauchstücke der Seitenplatten als kleine Tafeln ein. Nur die ersten proximalen Paare von Seitenplatten vereinigen sich nicht mehr, indem nach dem Discus zu die Bauchplatten mächtiger werden und gleichsam die Seitenplatten aus den ventralen Fugen drängen. Die so entstehenden Lücken zwischen je zwei Seitenplatten werden nicht durch die Bauchplatten ausgefüllt, sondern nur durch einen Processus derselben in zwei kleinere Abschnitte getheilt, welche sich wie zwei starke Punkte ausnehmen. Bei grösseren Thieren zählte ich 7—10 solcher Lücken, bei kleineren 4—5.

Kiel, 16. Januar 1877.

# Ueber das Gewebe des Kopfkorpels der Cephalopoden.

Von

**Max Fürbringer.**

---

Mit 1 Holzschnitt.

Der Kopfkorpel (incl. Orbitalkorpel) der Cephalopoden ist bereits von einer grossen Reihe namhafter Forscher bezüglich seines histologischen Baues mehr oder minder eingehend untersucht worden<sup>1)</sup>. Er setzt sich bekanntlich aus sternförmig verästelten Zellen zusammen, die durch eine verschiedengradig entwickelte, homogene oder streifige, Zwischensubstanz getrennt werden und die in dieser entweder isolirt liegen oder durch mehr oder weniger reich ausgebildete Anastomosen ihrer Fortsätze unter einander zusammenhängen;

---

## <sup>1)</sup> Vergleiche:

- KÖLLIKER, A., Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich 1844. p. 76 und KÖLLIKER, Handbuch der Gewebelehre. 5. Aufl. Leipzig. 1867. p. 69.  
LEBERT, H. u. ROBIN, CH., Kurze Notiz über allgemeine vergleichende Anatomie niederer Thiere. MÜLLER's Archiv. Jahrgang 1846. pag. 130.  
BERGMANN, A., Disquisitiones, microscopicae de cartilaginibus in specie hyalinis. Diss. inaug. Dorpati 1850. pag. 29. Fig. 6.  
QUECKETT, Catalogue of the histological series in the Museum of the Royal College of Surg. 1850. vol. 1. pag. 102. pl. VI Fig. 1. (Mir nur durch KÖLLIKER's und RANVIER's Citate bekannt.)  
LEYDIG, Lehrbuch der Histologie. Frankfurt a. M. 1857. pag. 164.  
HENSEN, V., Ueber das Auge einiger Cephalopoden. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. XV. Leipzig 1865. pag. 159. Taf. XVII Fig. 61.  
BOLL, FR., Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus. Archiv f. mikroskopische Anatomie. Bonn 1869. Supplement pag. 14. Taf. I Fig. 6 u. 7.  
KELLER, CONRAD, Beiträge zur feinern Anatomie der Cephalopoden. Inauguraldiss. St. Gallen 1874. pag. 3. Fig. 1.  
RANVIER, L., Traité technique d'histologie. Paris 1875. pag. 288. Fig. 90.

die Angaben der Autoren weichen namentlich bezüglich des letzteren Punctes sehr von einander ab.

Angesichts dieser Differenzen und ausserdem angeregt durch die neueren Ergebnisse über den Bau des Knorpels der höheren Wirbelthiere erschien mir eine erneute Untersuchung des Cephalopodenknorpels nicht zwecklos. Zu diesem Behufe standen mir in Alkohol conservirte jüngere Exemplare von *Sepia*, *Sepiola* und *Loligo* zu Gebote, welche ich der Güte des Herrn Dr. G. von KOCH in Darmstadt verdankte.

Eine oberflächliche Orientirung auf Querschnitten durch den ganzen Kopfknapel ergibt, dass derselbe keineswegs in allen seinen Theilen gleichmässig gebaut ist, sondern dass, wie dies bereits BERGMANN andeutet, an ihm periphere und centrale Schichten, welche beide allerdings allmählig in einander übergehen, unterschieden werden müssen. Die peripheren Schichten setzen sich zusammen aus spindelförmigen, linsenförmigen oder ovalen Zellen, welche bei der Untersuchung ohne Reagentien in der Regel isolirt, ohne Ausläufer oder mit nur kurzen Fortsätzen versehen, in der Grundsubstanz liegen, wobei sie mannigfache Theilungszustände darbieten können und nur selten zu kleineren Haufen von 2—4 Zellen vereinigt sind; die centralen Schichten bestehen aus meist ansehnlicheren rundlichen Zellen, welche in grösserer Anzahl zu inselförmigen Gruppen gehäuft sind und von hier aus nach allen Richtungen radial abgehende, lange und sich verästelnde Fortsätze abschicken, welche untereinander, sowohl mit denen derselben Zellengruppe als auch mit denen der benachbarten, anastomosiren. Die Zellen der letzteren Schichten sind es namentlich, welche die Aufmerksamkeit der Untersucher auf sich gelenkt haben und von den Neueren namentlich von BOLL und RANVIER genau beschrieben und trefflich abgebildet worden sind, während die der ersteren, der peripheren, Schichten nur von wenigen Autoren, von BERGMANN und HENSEN<sup>1)</sup>, berücksichtigt wurden.

Gerade diese Zellen aber waren es, die mir von hervorragender Wichtigkeit erschienen. Eine einfache deductive Betrachtung, die sich an die anderweitig über die Entwicklung der Binde-substanzen gemachten Beobachtungen anlehnte, legte nahe, dass diese einfachen

<sup>1)</sup> BERGMANN a. a. O. pag. 29 und Fig. 6 und HENSEN a. a. O. pag. 159 und Fig. 61; vielleicht auch BOLL a. a. O. Fig. 6 aus dem Kopfknapel von *Octopus*. BERGMANN und BOLL erwähnen und bilden auch vereinzelt Anastomosen der Fortsätze dieser peripheren Zellen ab, Angaben, die ich bestätigen kann.



peripheren Zellen als die jüngeren Elemente des Cephalopodenknorpels zu betrachten seien, aus denen sich erst die viel complicirter gebauten centralen Zellgruppen herausdifferenzirten. Diese Annahme wurde durch die vergleichende ontogenetische Untersuchung bestätigt, indem bei ganz jungen Exemplaren von *Loligo*, an denen noch Reste des Dottersackes persistirten, der Kopfknochen durchweg aus Zellen zusammengesetzt war, die denen der peripheren Schicht gleichen. Waren die ursprünglichen einfachen Beziehungen dieser letzteren erkannt, so konnte es keine Schwierigkeit bereiten, die höheren Differenzirungszustände der centralen zu verstehen.

Oben erwähnte ich, dass die Zellen der peripheren Schichten ohne Anwendung besonderer Reagentien entweder gar keine Ausläufer zeigen, so dass sie sich von dem gewöhnlichen hyalinen Knorpel nicht unterscheiden, oder dass sie nur kurze und einfache Fortsätze ausschicken, welche in der Regel nicht unter einander zusammenhängen und nur ausnahmsweise vereinzelte Anastomosen mit denen der benachbarten Zellen eingehen: hinzuzufügen bleibt noch, dass diese Fortsätze, wenn überhaupt vorhanden, nie mit grosser Deutlichkeit aus der homogenen Zwischensubstanz sich hervorheben.

Etwas anders wird das Bild unter Einwirkung von Silber und Osmium<sup>1)</sup>, in dem die Fortsätze schärfer hervortreten und nicht allein an Länge und Zahl zunehmen, sondern auch an ihren peripheren Enden vereinzelte Verästelungen zeigen. Eine Vermehrung der Anastomosen wurde indessen gar nicht oder nur als eine geringgradige beobachtet. Der Gewinn durch die, anderweitig mit grossem Erfolge geübte, Imprägnationsmethode war also für den vorliegenden Fall, wo es sich auch nur um Spiritusexemplar handelt, kein grosser.

Es galt deshalb, um über die Verhältnisse der Fortsätze ganz ins Klare zu kommen, andere technische Methoden aufzufinden, wobei namentlich nach dem Gesichtspunct zu verfahren war, unter möglichster Schonung des Gewebes die Zwischensubstanz einer chemisch-physikalischen Behandlung zu unterwerfen, durch welche auf die in ihr zu einem gleichen Brechungszustande vereinigten verschiedenen geweblichen Componenten eine möglichst verschiedenartige Einwirkung ausgeübt werden konnte. Hierbei war in erster Reihe an die Anwendung von Reagentien zu denken, mit deren Hilfe

---

<sup>1)</sup> Die Imprägnation wurde in der üblichen Weise vorgenommen und zwar unter Einwirkung von möglichst schwachen Lösungen auf längere Zeit. Die Behandlung mit Gold ergab keine positiven Resultate, wahrscheinlich wegen des Conservationszustandes des Knorpels.

recht differente Färbungen, Fluorescenz und moleculare (emulsive) Trübung erzielt werde. Zu dem Zwecke empfehlen sich vor allem Andern Methylgrün<sup>1)</sup>, wasserlösliches Eosin und eine besondere Combination von wasserhaltigem Alkohol mit Nelkenöl und Canadabalsam. Nach verschiedenen Versuchen ergab sich eine technische Methode, die bei öfterer Wiederholung nie versagte. Dieselbe ist folgende. Die unter Alkohol geschnittenen Objecte kommen auf mehrere Minuten in Wasser, werden dann in der üblichen Weise mit Hämatoxylin gefärbt und hierauf wieder ausgewässert. Inzwischen ist eine gesättigte Lösung von wasserlöslichem Eosin und von Methylgrün, sowie ein Gefäss mit 35—50 % Alkohol bereit zu halten. Die blau gefärbten und ausgewässerten Schnitte werden nun der successiven Einwirkung dieser drei Reagentien unterworfen, derart, dass sie zuerst auf circa 1—2 Minuten in die Eosinlösung, hierauf ohne Weiteres auf circa 10—20 Minuten in die Methylgrünlösung eingetaucht und endlich ca. 3—5 Minuten lang in dem verdünnten Alkohol ausgewaschen werden. Noch nass kommen sie dann auf den Objectträger und werden hier mit Nelkenöl behandelt. Nach wenigen Secunden tritt die bekannte emulsive Trübung ein, um nach und nach, wenn das Nelkenöl das ganze Gewebe gleichmässig durchdrungen, zu verschwinden. Kurz vor Ablauf derselben ist das Bild des Knorpels am schönsten: die Grundsubstanz desselben und der Zellinhalt sind roth, die Zellkerne dunkelblau gefärbt. Schnelles Abtrocknen und Einlegen in sehr eingedickten Canadabalsam ermöglicht eine bleibende Conservirung des Präparates; wenigstens besitze ich noch einzelne Schnitte in Canadabalsam, die vor 10 Wochen angefertigt und unverändert geblieben sind.

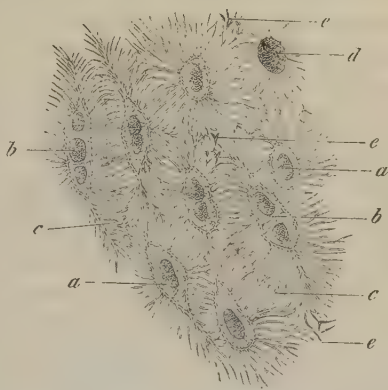
Der auf diese Weise behandelte Knorpel gewährt ein überraschendes Aussehen, von dem der beigefügte Holzschnitt (Vergrößerung HARTNACK Obj. VII., Ocular 2, ausgezogener Tubus) nur ein abgeschwächtes Bild darbietet.

Von den spindelförmigen oder ovalen Zellen, die bald einfach sind (*a*), bald mannigfache Theilungszustände (*b*) darbieten, geht ein reiches System regelmässiger Ausläufer (*c*) aus, die entweder

<sup>1)</sup> Das angewendete Methylgrün ist in verdünntem Alkohol löslich und wohl zu unterscheiden von dem gewöhnlichen wasserlöslichen Methylgrün. Es kommt im Handel unter dem Namen »Methylgrün oder Vert en cristaux« vor, wurde mir zuerst durch die Güte des Herrn Dr. E. CALBERLA mitgetheilt und ist in hohem Grade durch eine sehr differente Färbungsfähigkeit ausgezeichnet, so dass bei geeigneter Behandlung der Gewebe die Kerne, der Zellinhalt, die Zwischensubstanz nach ihren verschiedenen Nüancirungen in abweichendster Weise gefärbt werden können. Eine eingehendere Beschreibung dieser Eigenthümlichkeit wird Dr. CALBERLA noch geben und verweise ich deshalb auf dessen demnächst erscheinende Mittheilung.

ohne Weiteres mit denen der benachbarten Zellen anastomosiren oder erst einfache Verästelungen eingehen, worauf dann die secundären Aeste sich mit denen der Nachbarzellen verbinden. Die mehr peripheren (auf dem Bilde links gelegenen) spindelförmigen Zellen zeigen eine etwas grössere Anzahl von Ausläufern als die mehr centralen (rechts sich befindenden) ovalen Zellen; dahingegen sind die Fortsätze der letzteren etwas länger und bieten reichlichere Verästelungen dar, als die ersteren. Der Zellinhalt zeigt, in Folge der Einwirkung des Alkohols, die verschiedensten Beziehungen zu der Zwischensubstanz; meist ist er etwas von dieser (der Knorpelkapsel) unregelmässig zurückgezogen. An Schitten, bei denen der Zellinhalt aus der Knorpelkapsel herausgefallen ist (*d*), gewährt diese ein ausserordentlich zierliches poröses Aussehen, wobei die einzelnen Poren den Ausmündungen der Ausläufer, die also hohl sind, entsprechen. In einigen wenigen Fällen war der Zellinhalt z. Th. sternförmig resp. zackig von der Kapsel zurückgezogen, derart, dass es mir schien, als ob einzelne Zellinhaltsfortsätze in die Poren einträten. Indessen bin ich dieser Beobachtung nicht sicher, zweifle aber nicht, dass mit frischen Objecten unter vorsichtiger Alkoholeinwirkung solche Bilder mit Sicherheit zu erhalten sind <sup>1)</sup>.

Das ganze eben beschriebene Bild zeigt, so weit das optische Verhalten in Frage kommt, viel mehr Uebereinstimmung mit dem Knochengewebe als mit dem des hyalinen Knorpels. Die Knorpelzellen entsprechen in Gestalt und sonstigem Verhalten den Knochenzellen, die von ihnen ausgehenden Fortsätze theilen sich und anastomosiren wie beim Knochengewebe, die Poren der



*a.* Einfache Knorpelzellen. *b.* Knorpelzellen in Theilung. *c.* Knorpelcanälchen. *d.* Leere Knorpelkapsel mit Poren. *e.* Durchschnittene Knorpelcanälchen.

<sup>1)</sup> Die Poren der Knorpelkapseln sind auch ohne besondere Reagentien zu sehen. Vorzüglichste Dienste zur Erkenntniss derselben leistete mir ausser der oben angegebenen Technik auch die Behandlung mit Indulin. Dieser neue Farbstoff, auf dessen Existenz ich durch Dr. CALBERLA aufmerksam gemacht wurde, ist leicht im Handel zu haben und dürfte für die mikroskopische Technik eine Zukunft haben, insofern er sich bei geeigneter Anwendung dem obsolet gewordenen Bleu de quinoléine in seinem differenten Verhalten zu Zellkern, Protoplasma und Zwischensubstanz sehr ähnlich verhält.



Knorpelkapseln zeigen die grösste Uebereinstimmung mit denen der Knochenkapseln und die von diesen ausgehenden Knorpelcanälchen<sup>1)</sup> sind den Knochencanälchen gleich zu achten. Es ist damit eine morphologische Uebereinstimmung zwischen Knorpelgewebe und Knochengewebe gegeben, wie sie kaum grösser gedacht werden kann und welche einen neuen Beitrag zur Lehre von der Zusammengehörigkeit der Bidesubstanzen liefert.

Das Verhalten der centralen Schichten des Kopfkorpels der Cephalopoden ist leicht von dem der peripheren abzuleiten. Durch interstitielles Wachsthum haben sich die Zellen vergrössert und sind zugleich Theilungen eingegangen, wodurch die gruppenförmige Anordnung bedingt ist. Die Fortsätze sind ebenfalls verlängert und die bereits in den peripheren Schichten angedeuteten Verästelungen derselben haben sich zu einem hohen Grade der Ausbildung complicirt. Entsprechend dieser Ausdehnung der Zellen und ihrer Fortsätze musste sich die Anzahl derselben relativ vermindern, wie jeder mikroskopische Schnitt zeigt. Zu betonen ist, dass die bei Betrachtung des frischen, mit Reagentien nicht behandelten Objectes gewonnenen Bilder ebenfalls nicht das wirkliche Verhalten dieser Schichten erschöpfend wiedergeben; mit Hülfe der oben angewendeten Technik tritt zwischen den ohne Weiteres erkennbaren Fortsätzen eine, wenn schon beschränkte, Anzahl vorher nicht sichtbarer Ausläufer hervor, so namentlich solcher, welche centralwärts die einzelnen Zellen der inselförmigen Zellgruppen direct verbinden, Ausläufer, die von den Autoren bisher geläugnet wurden.

Weitere Folgerungen, namentlich hinsichtlich der ausgezeichneten Verwerthbarkeit des Cephalopodenknorpels für die Lehre vom interstitiellen intra- und intercellulären Wachsthum, übergehe ich hier, da die Ausführung derselben zu weit führen würde.

Die vergleichenden Beziehungen zu den als Enchondrom bekannten pathologischen Knorpelvermehrungen, deren übrigens schon von früheren Autoren Erwähnung gethan worden, seien hier nur kurz angedeutet. Ebenso sei nur hingewiesen auf die Vergleichungspunkte mit den neueren Arbeiten über den Knorpel der Wirbelthiere von BUBNOFF, HEITZMANN, O. HERTWIG, COLOMIATTI, TILLMANS, L. LÖWE, HENOCQUE, PETRONE, BABER, EWALD und KÜHNE, THIN u. A., welche unter Anwendung der verschiedensten technischen Methoden die Erkenntniss des hyalinen Knorpels und seine Beziehungen zu den übrigen Bidesubstanzen wesentlich gefördert haben; besonders hervorheben möchte ich indessen die Aehnlichkeit der von HEITZMANN und PETRONE gewonnenen Ergebnisse über den Knorpel der Vertebraten mit den hier am Knorpel der Cephalopoden erzielten Resultaten.

<sup>1)</sup> Die Bezeichnung »Knorpelcanälchen« ist allerdings geeignet, bei unvorsichtigem Gebrauche Verwechslungen mit den auch als »Knorpelcanäle«, bezeichneten Gefässcanälen des Knorpels bei Beginn der Verknöcherung herbeizuführen, war aber bei Aufrechterhaltung einer homologen Nomenklatur für Knochen und Knorpel nicht zu vermeiden.



# Das Kopfskelet der Urodelen.

Von

**Dr. Robert Wiedersheim,**

a. o. Professor und Prosector zu Freiburg i. B.

---

Mit Tafel XXIV—XXVII und 5 Holzschnitten.

(Fortsetzung.)

## II. Mecodonta.

### 11) *Siredon pisciformis*.

Ich stelle diese Amblystomen-Larve an die Spitze der Gruppe, weil sämtliche Mitglieder derselben nach meinen Erfahrungen einmal in ihrem Leben eine Entwicklungsstufe erreichen, welche mit jener des amerikanischen Molches fast bis ins Einzelne übereinstimmt. Zu diesem Ergebniss gelangte ich durch das Studium der Larve von drei verschiedenen Amblystomen-Arten, von *Salamandra maculata* und *atra*, *Pleurodeles Waltli*, *Euproctus Rusconii* und unseren vier einheimischen Tritonen. Ob die lechriodonten Salamandriden denselben Entwicklungsgang verfolgen, weiss ich nicht, neige aber in Betracht des wenig abweichenden Grundplanes ihres Kopfskelets stark zu dieser Annahme hin.

Auf Fig. 6 habe ich den Schädel einer sehr jugendlichen 6 Centim. langen Larve des Axolotl dargestellt. Der Suspensorial-Apparat ist noch mehr nach vorn gerichtet, als im späteren Alter (Fig. 31), wo er sich mehr in die Quere streckt. Dem entsprechend ist der Unterkiefer und das mit dem Hinterende desselben durch ein Band verlöthete Hyoid noch sehr kurz. Die übrigen Differenzen zwischen den verschiedenen Altersstufen betreffen nur die viel grössere Verbreitung des Hyalin-Knorpels, während die knöchernen Schädeltheile noch sehr in den Hintergrund treten.

An der Basis cranii ist bereits das Parasphenoid in Form einer dünnen, glashellen Platte erschienen (Fig. 6 *Ps*), welche die Schädelhöhle mit ihrem rechenartig eingeschlitzten Vorderrande nur um Weniges überragt; ferner erblickt man das vom Quadratknorpel ausgehende, ein Continuum darstellende Pterygo-palatinum und nach vorn davon den Vomer; beide tragen hechelartig angeordnete Zahngruppen (*PP* und *Vo*). Den Aussenrand der hyalinen Riechkapsel flankiren die Alveolar-Fortsätze des Kiefers und Zwischenkiefers (*Mr* und *Pmx*). Man sieht, dass Kiefer- und Gaumenbogen eine, sonst nur den Phanero- und Cryptobranchiaten zukommende parallele Richtung zeigen, welche auch von den älteren Axolotln Fig. 31 beibehalten wird.

Ferner ist von knöchernen Bestandtheilen aufgetreten: das Squamosum (*Tp*), die Parietalia, Frontalia und Praefrontalia, also sämtliche Hautknochen mit Ausnahme des Nasale. Knorpel-Ossificationen finden sich nur in den Occipital-Condylen (*Coc*); die Labyrinthblasen, die Trabekel, die Regio quadrata und der Opercular-Apparat sind noch vollständig hyalin. Die Chorda ist an ihrem Vorderende keulig aufgetrieben und liegt in einer Rinne des Parasphenoids. Sie wird beim Abziehen der breiten, beide Labyrinthe basalwärts verbindenden Knorpelplatte (*Ob*) abgerissen, oder doch aus der Parasphenoid-Rinne herausgezerrt.

Auf der Figur 31 und 44 haben die oben geschilderten Deckknochen in jeder Richtung an Umfang gewonnen und der Primordialschädel ist etwas in den Hintergrund getreten. Trotzdem zeigt er sich noch immer stärker entwickelt, als bei den fertigen, ausgewachsenen Formen der mecodonten Salamandriden. Die Abschnürung des Pterygo-palatinum in einen hinteren und vorderen Bezirk (*Os pterygoideum* und *palatinum*) hat sich noch nicht vollzogen; diese tritt erst bei noch älteren Thieren auf. Dagegen zeigt der Trabekel schon eine ansehnliche Ossifications-Zone (*Os*) und die Petroso-occipitalia (*Pet*, *Olat*) sind die stärksten Knochenbezirke des ganzen Schädels geworden. Ebenso ist das Operculum gut verknöchert.

Es ist rücksichtlich der Parallele zwischen Phylo- und Ontogenese interessant, auf den das Frontale von aussen her begrenzenden Fortsatz des Parietale (Fig. 44 *P*) und auf das unter doppelter Krümmung verlaufende Praefrontale (*Pf*) aufmerksam zu machen; die Aehnlichkeit mit den Cryptobranchiaten, speciell mit *Cryptobranchus* und *Menopoma* liegt auf der Hand.

Die Praemaxillaria bestehen nur aus einem Alveolarfortsatz

und einem aufsteigenden Theil (*Pmx* u. *Pra*); dasselbe gilt für die sehr rudimentär erscheinenden Maxillaria (*M*), die so gut wie gar keine Spange zur Umschliessung der Orbita nach rückwärts schicken.

Das Parasphenoid hat sich bis zur Spitze des Vomers, der jetzt nur noch eine Zahnreihe trägt, nach vorn ausgedehnt (*Ps*), und ebenso hat die Basis des Pterygo-palatinum bedeutend an Ausdehnung gewonnen. Zwischen dem Aussenrand dieses Knochens und dem an der Herstellung der Gelenkfläche für den Unterkiefer sich betheiligenden Kopf des Squamosum (Fig. 44 *Qu*) spannt sich ein straffes Ligament (*Lgt*) aus, welches auch anderweitig unter den Urodelen getroffen wird. Im Quadratknorpel (*Qu*<sup>1</sup>) ist ein Ossificationspunct (Fig. 31 *oss*) aufgetreten. Die Squamosa (Fig. 44 *Tp*) erstrecken sich sehr weit auf die Labyrinthgegend herauf und stossen mit den Parietalia unmittelbar zusammen.

Im Uebrigen verweise ich, was die Configuration der Knochen anbelangt, auf die mit der grössten Sorgfalt ausgeführten Abbildungen, sowie auf die von GEGENBAUR und FRIEDREICH schon anno 1849 ausgeführte, gediegene Beschreibung des Axolotl-Schädels: Bericht der K. zootom. Anstalt zu Würzburg 1849.

Ueberdies wird uns das Kopfskelet von Siredon anlässlich einer zusammenfassenden Schilderung des Chondrocranium der Salamandriden noch einmal beschäftigen.

Was den Unterkiefer betrifft, so passt auf ihn vollkommen die für dasselbe Gebilde von Proteus gelieferte Schilderung.

## 12) *Amblystoma punctatum*<sup>1)</sup>.

Der Schädel zeichnet sich durch eine ganz excessive Breitenentwicklung in der Regio quadrata aus (Fig. 76), und besitzt, da auch die Naso-oral-Gegend in jeder Richtung bedeutend entfaltet ist, im Allgemeinen einen vierschrötigen Habitus. Dieser wird noch gesteigert durch das kurze, gedrungene, zwischen beiden Augenhöhlen liegende Schädelrohr. Es resultirt aus diesen Verhältnissen eine gewisse Aehnlichkeit mit dem Schädel von *Salamandrina persp.* und dem *Triton torosus* aus Californien.

Der Grundplan des Schädels kommt mit demjenigen unseres gefleckten Landsalamanders vollkommen überein, was auch für die mäs-

<sup>1)</sup> Die Abbildungen 76 u. 77 sind nach zwei, durch bedeutende Altersunterschiede von einander getrennten Thieren gefertigt.

sig starke Knochenstructur im Allgemeinen aufrecht zu erhalten ist. Dies ist auch der Grund, dass ich dieses Thier, trotz der lechriodonten Zahnstellung zu den mecodonten Salamandriden ziehe. Ein Unterschied zwischen seinem Schädel und demjenigen von *Sal. maculata* beruht namentlich in dem an *Dicamptodon* erinnernden ausserordentlich breiten *Processus ascendentes* des paarigen Zwischenkiefers (*Pra*) und dem zwischen ihnen liegenden verschwindend kleinen Eingang in die Intermaxillarröhle (*Ci*); ferner in dem mächtigen *Praefrontale* (*Prf*), in welchem man die schon bei *Ellipsoglossa* und anderen erwähnte Oeffnung findet; es theiligt sich wie bei *Ranodon* (Fig. 69) an der Begrenzung des Nasenloches. Die Alveolarspannen des Zwischenkiefers erstrecken sich sehr weit nach aussen und hinten, erreichen aber doch nicht die Ausdehnung, wie bei *Batrachoseps* (Fig. 95 *Pmx*); senkrecht absteigende Fortsätze fehlen durchaus.

Orbitalfortsätze fehlen sämtlichen, die Orbita von oben her begrenzenden Schädelknochen, was auch für *Salamandra* gilt.

Die Stirnbeine senken sich mit ihren Vorderenden eine kleine Strecke in die Intermaxillar-Höhle hinab und schicken den beiden aufsteigenden Schenkeln des Zwischenkiefers starke Fortsätze entgegen. Nach hinten bilden sie mit den Scheitelbeinen eine gezackte Naht.

Die Bogengänge des Labyrinthes treten mässig hervor, dagegen sieht man einen mächtigen Knorren an der Dorsalfläche der prootischen Region *Tegmen tympani*, (Fig. 76 vor *Pet*). Auswärts legt sich daran das *Squamosum*, einwärts das *Parietale*. Das distale Ende des breit-spiessförmigen *Squamosum* ist mit der cylindrischen *Quadrat-Verknöcherung* synostotisch verlöthet.

Die trabeculare Knochenzone (*Orbitosphenoid Os*) ist sehr kurz, ähnlich wie beim *Axolotl* und besitzt am hinteren Rand einen Ausschnitt, welcher die vordere Circumferenz des *Foramen opticum* bildet (Fig. 77 *Fopt*).

Das Flügelbein (*Pt*) ist so massiv verknöchert, wie dies nur bei wenigen Tritonen getroffen wird; in seiner Configuration verhält es sich ganz wie bei *Ellipsoglossa*, *Ranodon* und *Salamandra*, so dass ich darüber hinweggehen kann. Das *Parasphenoid* bleibt in seinen vorderen zwei Dritttheilen ganz gleichmässig breit, dehnt sich in der *Pterygoidgegend* stark aus und verjüngt sich dann rasch gegen die *Occipitalgegend* zu (*Ps*). Es ist auf seiner Oberfläche mässig concav und besitzt keinen Türkensattel.



Die Vomero-palatina (*Vop*) sind zwei breite nach vorn, wie bei den meisten lechriodonten Salamandriden leierförmig ausgeschnittene (*Cl*) Platten, welche auf ihrem Hinterrand jederseits eine kleinere laterale, die Choane (*Ch*) von hinten begrenzende und eine grössere, mediale, mit der der anderen Seite in der Mittellinie zusammenstossende Zahnleiste tragen. Eine deutliche Trennung an der Stelle \* zwischen beiden wird man erst gewahr, wenn man das Präparat mit Kalilauge aufhellt. Ihre Befestigung auf den Vomero-palatin-Platten ist eine so lockere, dass sie bei etwas rascher Abnahme der Mundschleimhaut stets mit abgehen.

### 13) *Salamandra atra*.

Abgesehen von dem mecodonten Character in der Zahnstellung schliesst sich dieser Molch, welcher von dem gefleckten Landsalamander nur wenig abweicht, in seinem knöchernen, wie knorpeligen Schädelbau sehr nahe an *Amblystoma* an. Schon in der äusseren Configuration zeigen diese beiden Gattungen die allergrösste Uebereinstimmung, was auch für den Carpus und Tarsus gilt.

Ich habe diesem Schädel (Fig. 71, 72) in meiner Arbeit über *Salamandrina persp.* eine ausführliche Beschreibung gewidmet, so dass ich mich auf wenige Angaben beschränken kann.

Gegenüber von *Amblystoma* ist der schlankere Character des Schädels zu betonen; er beruht auf einem grösseren Abstand der Regio petroso-occipitalis vom naso-oralen Bezirk und auf einer stärkeren Einschnürung des dazwischen liegenden Schädelrohres im engeren Sinn. Demgemäss sind die Stirn- und Scheitelbeine mehr in die Länge gestreckt und der ganze Orbital-Raum ist weiter und wird vorn und aussen von der langen Oberkieferspange (*M*) umzogen.

Die schönste, mir bekannte Abbildung des Salamander-Schädels findet sich in dem bekannten classischen Werke von RUSCONI, worauf auch LEYDIG (Die Molche der württemb. Fauna 1867) aufmerksam macht.

### 14) *Chioglossa lusitanica*.

Der Schädel zeichnet sich durch einen sehr gracilen Habitus aus und die Scheitelbeine sind so dünn, dass sie die fingerförmig gelappten Kalksäcke des endolymphatischen Apparates hindurchschimmern lassen.

Ebenso sieht man unter dem Praefrontale eine Drüse vom vorderen Winkel der Orbita in die Nasenhöhle eindringen; sie durchbohrt unterhalb des im genannten Knochen liegenden Gefässloches die in die Augenhöhle vorschauende, knorpelige Hinterwand der Nasenkapsel.

Dieser Befund hat mich um so mehr interessirt, als ich in einer neulich veröffentlichten Arbeit über die Kopfdrüsen der Urodelen (Z. f. w. Z. Bd. XXVII) die Frage offen lassen musste, ob die die Orbita erfüllenden Drüsenmassen bei diesem Thier sowohl als bei *Plethodon*, *Batrachoseps* und Anderen wirklich in die Nasenhöhle gelangen, ob also andererseits eine Parallele mit der sog. »hinteren Nasendrüse« der Reptilien zu ziehen sei.

Der den Salamandern zu Grund liegende Organisations-Plan des Cranium ist auch hier festgehalten, nur findet sich durchweg eine grössere Schlankheit der Form. Abweichend verhalten sich nur die Nasenbeine und der Zwischenkiefer. Erstere sind noch gewaltiger entwickelt, als bei *Ellipsoglossa*, stossen aber wie hier in der Medianlinie mit breitem Rande zusammen, und ragen sehr weit nach vorn, wobei sie sich unter die kurzen, kaum die Schädeloberfläche erreichenden *Processus ascendentes* des Zwischenkiefers hinunterschieben. Letzterer ist paarig und sehr leicht in seine beiden Hälften zu zerfallen.

Ein weiterer Unterschied von *Salamandra* beruht auf den sehr weit nach hinten gehenden, die *Pterygoid*-Spitzen noch um ein gutes Stück überragenden Oberkieferspangen; in noch grösserer Entwicklung sehen wir sie bei *Salamandrina* und *Triton torosus*.

Die Zahnreihen der *Vomero-palatina* sind nicht so stark wellig gebogen, wie bei *Salamandra* und die *Orbito-sphenoide* schicken horizontale Fortsätze unter die Scheitel- und Stirnbeine hinunter, welche sich beim letztgenannten Molche nicht vorfinden.

### 15) Die Tritonen.

Sie bieten in ihrem Schädelbau so viel Uebereinstimmendes, dass sie alle zusammen betrachtet werden können. Die von mir untersuchten Arten sind:

- Triton viridescens* (Nord-Amerika),
- *suberistatus* (Japan),
- *platycephalus* (*Euproctus* Rusc. Corsica),

*Triton torosus* Californien),

- |   |            |                           |
|---|------------|---------------------------|
| - | helveticus | } (Süd-West-Deutschland). |
| - | alpestris  |                           |
| - | taeniatus  |                           |
| - | cristatus  |                           |
| - | spe?       | (Nord-Amerika).           |

*Pleurodeles* Waltli (Spanien).

Allgemeine Charactere sind 1) die derbe Verknöcherung aller Schädelknochen und die bei vielen Arten stark ausgeprägten Leisten- und Höckerbildungen. (Vergl. Fig. 131, 136, 140.)

2) Der kräftige, unpaare, stets mit senkrechten Fortsätzen ausgestattete Zwischenkiefer und die daraus resultirende, von knöchernen Wänden begrenzte Intermaxillar-Höhle.

3) Die stets in der Längsaxe des Parasphenoids verlaufenden, schmalen zahntragenden Vomero-palatina, mögen sie nun eine vollkommen parallele Richtung einhalten oder mit ihren Hinterenden etwas divergiren.

4) Die senkrecht absteigenden Orbital-Fortsätze der Maxillaria, Praefrontalia, Frontalia und Parietalia. Durch die zwei ersteren wird die Nasenhöhle gegen die Orbita herein entweder vollkommen oder nur theilweise (*Triton torosus*) abgeschlossen.

5) Die kräftige Entwicklung resp. Verknöcherung des Suspensorial-Apparates incl. des Squamosum. Letzteres nimmt bei *Pleurodeles*, *Triton subcristatus*, *viridescens*, *helveticus*, *torosus* und *platycephalus* eine Tform an und verbindet sich mittelst des nach vorn schauenden Querbalkens mit einem nach hinten, ihm entgegenwachsenden Fortsatz des Stirnbeines.

Dieser dadurch gebildete Pseudo-Jochbogen ist bei *Triton platycephalus* und *helveticus* noch sehr gracil (Fig. 135 *PF* u. *tp*) und gedeiht zu wahrhaft colossaler Entwicklung bei *Triton viridescens*, wo eigentlich das ganze Stirnbein nach hinten auswächst (Fig. 131, *PF*, *tp*).

Eine Mittelstellung nehmen hierin die übrigen Arten ein, während wieder andere nur Andeutungen davon zeigen. (Vergl. meine Abhandlung über *Salamandrina*.)

6) Die meist sehr deutlich vorspringenden halbcirkelförmigen Canäle (Fig. 135, 140, 144 *Bgg*).

7) Die immer sehr kurz abgesetzten Occipital-Condylen.

8) Die Anwesenheit einer gewöhnlich sehr tiefen Sella turcica im Parasphenoid.

9) Ober- und Zwischenkiefer betheiligen sich durch mächtige Processus palatini sehr wesentlich am Aufbau des Mundhöhlendaches.

### *Triton viridescens* und *suberistatus*.

Der Schädel dieser beiden Tritonen stimmt durch die äusserst derbe Ossification aller Theile überein, ja letztere erreicht einen so hohen Grad, dass wir nirgends in der übrigen Urodelen-Welt ein solch festes Gefüge im Kopfskelet antreffen; dabei tritt das Chondrocranium in ganz ähnlicher Weise, wie ich es von *Salamandrina persp.* beschrieben habe, in den Hintergrund, und ist kaum noch spurweise vorhanden.

In ihren äusseren Formverhältnissen zeigen sie sich ziemlich different; während nämlich der Vorderkopf von *Triton viridescens* eine schnabelartige Verjüngung zeigt und dadurch an *Triton taeniatus* erinnert, ist derjenige des andern Thieres nach Salamander-Art verbreitert und besitzt demgemäss weiter ausspringende Oberkieferbögen. (Fig. 131 u. 140). Bei beiden werden die aufsteigenden Fortsätze des Zwischenkiefers von den Nasalia (*N*) vollständig zugedeckt. Der Schädel des *Triton suberistatus* zeigt in der Scheitelbeingegend eine starke Einschnürung und die Parietalia und Frontalia selbst sind von einer Menge kleiner, dicht gedrängt liegender Vertiefungen (von eingelagerten Hautdrüsen herrührend) überzogen. Im Gegensatz dazu handelt es sich bei *Tr. viridescens* auf der Oberfläche dieser Knochen um ein stark ausgeprägtes Leistensystem, das namentlich auf dem hinteren Bezirk der Stirnbeine und auf der ganzen Fläche der Scheitelbeine zu förmlichen Knochenwällen sich erhebt. Es sind eigentliche Zugleisten, zu Stande gekommen unter dem Einflusse der starken Kaumuskulatur (Fig. 131 *P*). Bei jungen Thieren ist hiervon wenig zu sehen. Bei beiden Molchen erstrecken sich die Parietalia über einen grossen Bezirk der Labyrinthkapseln, welche bei der japanesischen Art mehr in die Breite entwickelt sind. Auch sind letztere hier, ganz ähnlich wie bei den Phanerobranchiaten, nach hinten und aussen in einen spitzen Fortsatz ausgezogen, welcher von dem hinteren Schenkel des Squamosum (Fig. 140 *tp*<sup>1</sup>) in seiner ganzen Länge von aussen her flankirt wird. Bei dem amerikanischen *Triton* ragt letzterer (Fig. 131 *tp*<sup>1</sup>) nicht ganz bis zum hintersten Ende des Petrosom, welches überdies hier mehr abgerundet ist als dort (Fig. 131 \*).



Bei beiden Arten fehlt ein *Canalis incisivus*, da die *Processus descendentes* des *Praemaxillare* auf eine grosse Strecke synostotisch verlöthet sind, somit alle Spuren einer früheren paarigen Anlage verloren haben. Vergl. damit das über *Desmognathus* Gesagte! Die vor der in die Mundhöhle mündenden *Intermaxillar-Höhle* (Fig. 136 *Ch*) von beiden Seiten zusammenstossenden *Vomero-palatina*-Platten sind bei diesen Thieren geringer als bei allen übrigen Urodelen entwickelt und besitzen lateralwärts einen tiefen Ausschnitt zur theilweisen Begrenzung der mächtig ausgeprägten *Choanen* (Fig. 136 *Vop* u. *Ch*). Sie stehen dadurch zu den übrigen Urodelen, z. B. zu *Tr. platycephalus* (Fig. 141 *Vop* u. *Ch*), *Tr. cristatus* (Fig. 111 *Vop* u. *Ch*), und noch mehr zu den *lechriodonten* Formen in scharfem Gegensatz.

Die nach rückwärts laufenden Spangen der *Vomero-palatina* sind mächtig entwickelt und weisen auf eine starke Kraftentfaltung beim Festhalten der Beute hin. Dafür spricht auch die stattliche Entfaltung des Kieferbogens und des ganzen *Suspensorial-Apparates*. Letzterer erhält nicht nur von aussen her durch das mit dem *Postfrontal-Fortsatz* gestützte und mit der *Labyrinthwand* innig verlöthete *Squamosum* (Fig. 131, 140 *Tp*), sondern auch von unten her durch das mächtige *Pterygoid* einen kräftigen Strebepeiler (Fig. 136 *Pt*). Alles wirkt zusammen um der derben *Mandibularspange* beim Schluss des Mundes ein genügend festes Widerlager entgegenzusetzen. Es ist mir unzweifelhaft, dass zu dieser ansehnlichen Entfaltung der Kiefertheile die fast ausschliesslich aus Käfern, Heuschrecken und Asseln bestehende Nahrung in directer Beziehung steht<sup>1)</sup>. Ich habe auf Aehnliches auch in meiner schon öfters citirten Abhandlung aufmerksam gemacht.

Die *Apertura lacrimalis* an der Vorderwand wird genau wie bei andern Tritonen und auch bei *Salamandrina* durch eine Incisur an den *Orbitalfortsätzen* des *Praefrontale* und des Oberkiefers erzeugt.

Erwähnenswerth ist noch die durchaus asymmetrische Entwicklung der auf der Dorsalseite des Schädels von *Triton subcristatus* liegenden Knochen; sie sind durch schlangenförmig gekrümmte Suturen von einander getrennt (Fig. 140).

---

<sup>1)</sup> Bei dieser Gelegenheit will ich nicht unerwähnt lassen, dass ich, wie RATHKE im Magen von *Dicamptodon*, so in demjenigen von *Amblystoma tigrinum* die Reste einer Spitzmaus vorfand, deren Haare den ganzen Darmcanal erfüllten.

Bei beiden Thieren stellt die *Fenestra ovalis* nur eine im Verhältniss zu den lechriodonten Urodelen kleine Oeffnung dar. Das dolchförmige Parasphenoid besitzt die napfförmige Sella turcica in einer Tiefe, wie sie mir sonst nirgends unter den geschwänzten Amphibien begegnet ist.

Ich habe schon oben erwähnt, dass bei Beiden in der vorderen Region des Praemaxillare eine synostotische Vereinigung der absteigenden Fortsätze dieses Knochens zu bemerken ist, wodurch die Zwischenkieferhöhle bedeutend reducirt wird. Nach hinten zu ist nun diese compacte Knochenmasse als Andeutung ihrer paarigen Anlage eingefurcht und rechts und links in zwei kurze Fortsätze ausgezogen, welche sich mit den am medialen Rand der Dorsalseite der Vomero-palatina stark emporspringenden Leisten durch eine Schuppennaht vereinigen. Was also hier am Aufbau des Cavum intermaxillare von Seiten des Zwischenkiefers nicht geleistet wird, übernehmen die Vomero-palatina. Vergl. das Verhalten von *Salamandrina*.

Am Aufbau dieses knöchernen Septum nasi betheiligen sich auch noch die Nasenbeine, welche klammerartig über die mediale Seite der senkrechten Fortsätze des Zwischenkiefers herabgreifen und sich ausserordentlich fest mit letzterem verlöthen.

Dazu kommt ein sehr merkwürdiges, nur bei *Tr. viridescens* zu beobachtendes Verhalten. Es betrifft die Vorderenden der Stirnbeine, welche rechts und links von der Median-Linie einen schmalen, hakenförmig gekrümmten Fortsatz nach vorn und abwärts schicken und dadurch sich mit der obgenannten senkrechten Crista der Vomero-palatin-Platte verbinden (Fig. 97 *F*, *Pr*, *Ver* u. Fig. 109 *F*, *Pr*, *Ver*). Zwischen beiden Fortsätzen bleibt in der Mittellinie eine Spalte übrig (Fig. 97 *Ci*), wodurch das Cavum cranii und intermaxillare mit einander communiciren. Es handelt sich also bei diesem Thier nicht wie beim Brillensalamander um einen vollkommen knöchernen Abschluss der Schädelhöhle gegen das Nasen-Cavum und ich glaube auch nicht, dass die von mir bei letzterem Thier nachgewiesenen »Processus uncinati« ossis frontis mit den hakenförmigen Bildungen von *Triton viridescens* ohne weiteres zu parallelisiren sind. Gleichwohl bieten Beide viel Aehnliches, so vor Allem in Beziehung auf die Topographie des Foramen olfactorium, das hier wie dort innen und oben von den Stirnbeinfortsätzen, aussen von dem Vorderrand des Orbitosphenoids (Fig. 97, 109 *Os*) und unten von dem Vomero-palatinum (*Vop*, *Pr*<sup>1</sup>) begrenzt wird. Ebenso stimmen

beide Schädel in der durch die obigen Verhältnisse herbeigeführten wesentlichen Beschränkung des primordialen Ethmoid-Gerüsts, insoweit es aus Hyalin-Knorpel besteht, überein. Wenn ich trotz alledem die Stirnfortsätze beider Molche nicht für homolog erkläre, so hält mich davon ihr ganz verschiedener Ursprung an den Stirnbeinen ab. Während sie nämlich bei dem amerikanischen Thier die einfache Vorwärtsverlängerung der Hauptmasse des Frontale bilden und weit nach vorn von der auch hier, wie bei allen Tritonen stark ausgeprägten Crista ethmoidalis ossis frontis liegen, bilden sie gerade bei *Salamandrina* eine Weiterentwicklung der letzteren und krümmen sich, statt zum Vomer zum Schnabel des Parasphenoids hinab. Dabei stellen sie keineswegs die letzten Ausläufer der Stirnbeine dar, welche wir vielmehr in den lateralwärts die Intermaxillar-Höhle mit begrenzenden und mit den Fortsätzen des Vomera-palatins in Verbindung tretenden vorderen Fortsätzen derselben zu erblicken haben. (*Salamandrina persp.* Fig. 39 *i, g.*)

Will man also parallelisiren, so könnten nur die letzteren und nicht die eigentlichen »Processus uncinati« in Frage kommen.

Es wäre mir sehr interessant, zu wissen, wie sich in Beziehung auf diesen Punct der ausgewachsene, spanische *Pleurodeles* verhält. Was ich an einer grossen, mit langen Kiemenbüscheln versehenen Larve ermitteln konnte ist Folgendes: Die Vorderenden der Stirnbeine sind ausserordentlich verbreitert und erstrecken sich in der Mittellinie dicht beisammen liegend fast bis zur Schnauzenspitze nach vorn. Dabei werden sie von den aufsteigenden Schenkeln des Zwischenkiefers theilweise bedeckt und liegen dem äusserst niedrigen und breit entwickelten Knorpelseptum der Nasenhöhlen innig auf. Somit sind sie nur durch diese dünne Knorpelschicht von dem Parasphenoid-Schnabel getrennt, welcher ebenfalls bis zur Schnauzengegend nach vorn sich erstreckt. Es ist nicht unmöglich, dass beide Knochen bei einer a priori zu erwartenden, später eintretenden Reduction des Chondrocranium in directe Berührung mit einander gelangen. Sicher konnte ich dieses wegen Materialmangels nicht feststellen.

Mit der von Leisten und Höckern förmlich strotzenden äusseren Configuration des Schädels der beiden eben geschilderten Tritonen stimmt eine andere amerikanische Tritonen-Species, die ich nicht näher zu bestimmen vermochte, vollkommen überein. Der Türken-sattel ist auch hier ausnehmend tief und das Squamosum, sowie die

Labyrinthkapseln geben an derbem, massigem Character denjenigen der obigen Thiere Nichts nach.

### *Triton torosus.*

Der Schädel ähnelt, wie ich schon früher l. c. betont habe, durch seine breite gedrungene Form, vor allem aber durch die das Quadratum fast berührenden langen Oberkieferspangen unter allen Tritonen am meisten dem des italienischen Brillensalamanders (Fig. 144). Sieht man aber genauer zu, so erkennt man, dass er viel zartere, transparentere Knochen, ohne alle Höcker und Leisten besitzt und dass das Chondrocranium lange nicht in dem Maasse reducirt ist, wie bei jener Form. Ja bezüglich des letzteren Punctes muss er vielmehr als eine sehr niedrige Form betrachtet werden, denn er besitzt noch, was mir von keinem andern Triton bekannt ist, kleine hyaline Alisphenoide. Ferner unterscheidet er sich von Salamandrina durch den unpaaren, mit einem Canalis incisivus versehenen Zwischenkiefer, dessen aufsteigende papierdünne und nach hinten spitz auslaufende Fortsätze (Fig. 144 *Pmx*) in tiefe Rinnen des Frontale (*F*) eingefalzt liegen und eine weite Intermaxillar-Oeffnung (*Cl*) umschliessen. Die Crista ethmoidalis ossis frontis ist gut ausgeprägt: von »Processus uncinati« ist aber keine Rede.

In der Bildung der cerebralen Fläche des Parasphenoids haben die beiden Thiere sehr viel Aehnlichkeit; hier wie dort handelt es sich um zwei hinter einander liegende, von lippigen Rändern umsäumte Gruben, wovon die hintere, kleinere als Türkensattel aufzufassen ist und auch aus dem Grund unser Interesse erweckt, weil sie an ihrem Aussenrand flügelartige Fortsätze zur Verbindung mit der Regio prootica abschickt.

Der Suspensorial-Apparat ist durchweg zarter, als bei den übrigen, einen Pseudo-Jochbogen besitzenden Tritonen, während die halbkreisförmigen Canäle sehr kräftig ausgeprägt sind.

### *Salamandrina perspicillata.*

Dass diese Form nicht zu den Salamandern, sondern zu den Tritonen gestellt werden muss, glaube ich früher schon l. c. zur Genüge bewiesen zu haben. An derselben Stelle habe ich gezeigt, wie der Schädel dieses Thieres erstlich wegen der grossen Reduction des Chondrocranium und dann vor Allem wegen der oben kurz er-



wählten Configuration der Ethmoidal-Gegend als die höchst entwickelte Urodelenform zu betrachten sei. Ich will die damals gegebene ausführliche Schilderung nicht recapituliren, sondern einfach auf meine schon oft citirte Arbeit verweisen, wo man die genauesten Detail-Angaben und Abbildungen treffen wird. Bei der Besprechung der durch Quer- und Längsschnitte gewonnenen Resultate komme ich übrigens noch einmal darauf zurück.

### Das Chondrocranium der Salamandriden.

Wir gehen dabei am besten von dem jungen *Siredon pisciformis* (Fig. 6) aus und finden hier den schon bei der entwicklungsge-  
schichtlichen Einleitung hervorgehobenen Grundplan im Allgemeinen wiedergegeben.

Rechts und links von der Mittellinie liegen hinten die beiden mit der basalen Trabekular-Platte (*Ob*) schon vollkommen verwachsenen Gehörkapseln (*GK*) sammt dem hutförmigen Operculum (*Op*). Auch an der oberen Circumferenz des Foramen occipitale ist ein Zusammenfluss von beiden Seiten erfolgt.

Nach vorn hängen die beiden Labyrinthblasen mit den Trabekeln continuirlich zusammen und nach aussen und vorn sitzt der mit ihnen nicht verschmolzene, sondern ihnen nur angelagerte Suspensorial-Apparat, an dem man einen Quadrat- und Pterygoid-Theil (*Qu* u. *Ptc*) unterscheiden kann; an seiner hinteren Peripherie ragt ein kleines Knorpelspitzchen hervor, das auf der Abbildung mit keiner eigenen Bezeichnung versehen ist. Die Trabekel fliessen nach vorn zu der knorpeligen ethmoidalen Basal-Lamelle zusammen (*Is* Fig. 6, , welche in ihrer Vorwärtsverlängerung sich zum Nasen-Septum verdickt und auch bei den ältesten Axolotln die ganze Höhe des Vorderkopfes durchsetzt. Sie besteht übrigens nicht durchweg aus hyaliner Knorpelsubstanz, sondern schliesst einen centralen Hohlraum ein, der zugleich etwas basalwärts gerückt ist. Demgemäss erhält man bei von der Dorsal-Seite vordringenden Horizontal-Schnitten zuerst ein noch ganz homogenes, nur aus Knorpel bestehendes Nasen-Septum. Beim zweiten Schnitt aber schon stösst man genau in der Mitte desselben auf eine Stelle, wo der Knorpel resorbt ist und wie ausgegabt erscheint (Fig. 28 *Sept* † u. Fig. 34 \*). Auf der erstgenannten Abbildung sieht man die vordere und hintere Excavation des Septum von Bindegewebe (*Bg*) erfüllt und nach hinten und aussen davon bricht der vom Vorderhirn (*Ge*, *Ge*) entspringende

Olfactorius (*Olf*) unter pinselförmiger Ausstrahlung in die Nasenhöhle durch. Letztere ist in ihrer ganzen seitlichen Circumferenz von Hyalinknorpel (*NK*) gebildet und besitzt hinten in der Richtung des Pfeiles bei *n* eine feine Oeffnung für den Ramus nasalis Trigemini. Sehr merkwürdig und für mich rein unerklärlich ist eine auch schon von J. G. FISCHER l. c. bemerkte und abgebildete deutliche Anastomose zwischen dem Riechnerven und dem genannten Zweige des Quintus. Es steht eine solche Verbindung zwischen einem specifischen und ausser der Reihe spinaler Elemente liegenden Sinnesnerven und einem dem letzteren entschieden zugehörigen Theile in der vergleichenden Anatomie bis jetzt einzig da und ist wohl einer eingehenderen Untersuchung werth, als sie mir bei der vorliegenden Aufgabe möglich war.

Dringt man mit den Schnitten mehr in die Tiefe, so sieht man die centrale Höhle immer weiter sich ausdehnen und bemerkt, dass sie von dicht verfilztem Bindegewebe und einer Unmasse von Capillaren erfüllt ist (Fig. 29 *Bg*, *Ci*). Diese Ausfüllmasse ist noch viel stärker entwickelt bei ganz jungen Thieren, wo sie dorsalwärts von dem Septalknorpel gar nicht überwachsen ist, sondern frei unter den Frontalia zu Tage liegt (Fig. 30, 33 *Bg* [*Ci*]). Die in der Bindegewebsmasse eingestreuten Spindellzellen lassen auf's Schönste ihre Abkunft von Knorpelzellen, die zuerst strahlig werden, erkennen. Dies gilt namentlich für die dem Septal-Knorpel zunächst liegenden Partien.

Ist man endlich mit den Horizontal-Schnitten an der Ventralseite der Nasenscheidewand angekommen, so bemerkt man ganz vorn in der bindegewebigen Ausfüllmasse, unmittelbar am Abgang der aufsteigenden Praemaxillar-Fortsätze (*Pmx*, *Pra*) einen kleinen von spärlichen Drüenschläuchen eingenommenen Hohlraum (Fig. 29, 33 *D*). Ich werde auf ihre Bedeutung später noch einmal zurückkommen, für jetzt sei nur so viel bemerkt, dass wir in der im Septum nasale gelegenen Höhle das Analogon des Cavum intermaxillare aller Salamandriden zu erkennen haben.

Ein sehr instructives Bild über das Zustandekommen der Nasenkapsel liefert ein Schnitt, welcher dicht neben dem Nasen-Septum in sagittaler Richtung durch den Schädel geführt worden ist (Fig. 32). Es handelt sich um ein 6 Centim. langes Thier und demgemäss liegt die knorpelige Nasenkapsel (*NK*) an ihrer Oberfläche zwischen Stirnbein (*F*) und der Praemaxille (*Pmx*) eine grosse Strecke weit blos und ist nur von der äusseren Haut bedeckt, die auf der Abbildung nicht dargestellt ist. Ebenso wird das Knorpelgerüst nach unten zu

zwischen Praemaxillare und dem Vomer (*Vop*) nur von der Mundschleimhaut (*MS*) bedeckt, weiter nach hinten aber lehnt sich das Parasphenoid an dasselbe an (*Ps*). Die hyaline Nasenkapsel selbst wird an ihrer hinteren Circumferenz vom Olfactorius durchschossen, welcher sich hier wie bei allen übrigen Salamandriden sofort nach seinem Eintritt in einen ventralen und dorsalen Ast spaltet (*Olf*).

Zur allgemeinen Configuration der Naso-ethmoidgegend ist noch Folgendes nachzutragen. Die beim ganz jungen Axolotl im Verhältniss viel grösseren Choanen (Fig. 6 *Ch*) werden nach rückwärts von dem Antorbital-Fortsatz (*AF*) umsäumt. Letzterer liegt noch sehr eng der Nasenblase an und differenzirt sich erst später in der auf Fig. 44 *AF* angedeuteten Weise, und ist durch Bindegewebe (*Bg*) mit dem Geruchsack verlöthet. Letzterer gewinnt mehr und mehr an Ausdehnung, baucht sich in der Umgebung der äusseren Nasenöffnung (Fig. 44 *Apn*, mächtig empor (*NK*) und treibt nach vorn einen dem Zwischenkiefer zum Widerlager dienenden Fortsatz (*Pa*). Dadurch erscheint die schon beim jungen Exemplar zu bemerkende Höhlung an der vorderen Circumferenz des Nasen-Septum noch mehr vertieft (*Ci*).

Die ganze Nasenkapsel des Axolotl besteht somit aus Hyalin-knorpel und nur eine kleine, in der Umgebung der Choane (Fig. 31 *Ch*) gelegene Stelle macht eine Ausnahme, insofern sie von einer Bindegewebsmembran ausgefüllt wird (*Bg*).

Auf der durch die Abbildungen 31 und 44 dargestellten Altersstufe ist schon eine vollkommene Verschmelzung des Suspensorial-Apparates mit der übrigen Schädelmasse, vor allem mit derjenigen Stelle des Trabekels zu Stande gekommen, welche man mit Alisphenoid zu bezeichnen gewohnt ist (*As*). Zugleich hat das vorher scharf zugespitzte Ende des Flügelknorpels (*Ptc*) eine keulige Auftreibung erfahren und hat sich bis in die Nähe des Antorbital-Fortsatzes nach vorn gestreckt. Man kann somit zwischen der Quadratknorpelmasse und dem Flügelknorpel einer- sowie zwischen diesem und dem Trabekel (Alisphenoid) eine continuirliche Verbindung constatiren, ein Verhalten, das auch sämtlichen lechriodonten sowie auch einem Theil der mecodonten Salamandriden eigenthümlich ist. Ich hebe dies, um es nicht später wiederholen zu müssen, hiermit ausdrücklich hervor und mache auf die Figuren 65, 69, 71, 72, 74, 76, 95, 99, 106 aufmerksam.

Wie schon aus dem osteologischen Abschnitt zu ersehen war, handelt es sich beim alten, ausgewachsenen Axolotl dem jungen gegen-

über im Wesentlichen nur um eine Reduction des Knorpelschädels in der Labyrinth- und vorderen Trabekelgegend. Wenn man nun die Ausdehnung der die erstere betreffenden Ossificationszone in Erwägung zieht, so ist man genöthigt, den Schädel von *Ellipsoglossa* (Fig. 64, 65, 67) in gewissem Sinn als auf einer niedrigeren Entwicklungsstufe stehen geblieben zu betrachten, als sie der geschlechtsreife Axolotl erreicht. Ich habe ja schon erwähnt, dass die Labyrinthgegend von *Ellipsoglossa* nach Art der Phanero- und Cryptobranchiaten durch einen queren, den Opercular-Apparat einschliessenden Knorpelgürtel in eine vordere und hintere Partie zerfällt werde.

An dem Punkte, wo die Pars ossea und hyalina vom Quadratum des letztgenannten Molches zusammenstossen, geht nach rückwärts ein ziemlich langer Knorpelstiel ab, welcher sich in ein Ligament verlängert, das sich mit dem Hyoid-Bogen verbindet (Fig. 65 *HF*). Ganz dasselbe Verhalten beobachten wir bei *Ranodon* und den beiden *Salamandrella*-Arten, nur dass hier der Knorpelstiel etwas kürzer ist (Fig. 69 *HF*). Im sonstigen Suspensorial-Apparat zeigt sich nur bei *Ranodon* eine Abweichung, die aber unser höchstes Interesse verdient. Nachdem nämlich der dünne spindelförmig aufgetriebene Pterygoidknorpel (*Ptc*) seinen Weg eine Strecke weit nach aussen und vorn verfolgt hat, hört er nicht, wie bei sämtlichen übrigen Salamandriden und Cryptobranchiaten frei auf, sondern fliesst continuirlich mit der in der Rinne der Oberkieferspange liegenden, vom Nasal-Gerüst entspringenden Knorpelspange (Fig. 69  $\div \div$ ) zusammen. Ich habe dieses sonst nur bei Anuren vorkommende Verhalten bei keinem andern geschwänzten Batrachier wahrgenommen und weiss nicht, wie es gerade bei diesem Molch zu Stande gekommen ist? Nur so viel ist klar, dass es sich um einen secundären Process handelt, der erst nach Ablauf der Larvenperiode aufgetreten sein kann. Dies ist schon daraus zu entnehmen, dass der Pterygo-palatin-Bogen bei sämtlichen Urodelen-Larven, wie schon oben erwähnt, nach vorn und einwärts geht und die nach aussen und vorn schauende Richtung erst nach und nach gewinnt: somit kann es sich auch erst nach Erreichung dieses Verhaltens um einen Contact des Oberkiefer- und Pterygoidknorpels gehandelt haben.

Letzterer wird bei *Ellipsoglossa* durch einen äusserst zarten, wellig geschwungenen Knorpelfaden dargestellt (Fig. 64 *Ptc*), welcher mit den Spitzen der Oberkieferspangen beinahe zusammenstösst.

Weder bei *Ranodon* noch bei *Ellipsoglossa* handelt es sich



um einen von der Nasenkapsel frei abstehenden Antorbitalfortsatz, er ist vielmehr eng mit jener verschmolzen und stellt die hintere Lippe der Choane dar (Fig. 65, 70 *AF, Ch*). Die in die Orbita hereinschauende knorpelige Nasenkapsel besitzt zwei Oeffnungen, eine grosse laterale von einem Gefäss durchbohrte und eine jener an Grösse nicht viel nachstehende mediale, durch welche wie bei allen Urodelen der Ram. nasalis Trigemini tritt.

Das nach vorn zu mehr oder weniger weit ausgedehnte knorpelige Alisphenoid streicht in seiner Rückwärtsverlängerung genau wie bei den Cryptobranchiaten an der Innenwand des Labyrinths vorbei und geht allmählig von der sagittalen in die horizontale Richtung über, wobei es sich, auf dem Parasphenoid aufliegend, mit dem der andern Seite verbindet und sich zugleich zwischen beide Occipital-Condylen nach hinten einschiebt. Es sind dies die Parachordal-Elemente PARKER's, welche nicht nur bei diesem Thier, sondern überhaupt bei allen Salamandriden in grösserer oder geringerer Ausdehnung zeitlebens persistiren. In ganz gleicher Weise wie bei Rano-don und Ellipsoglossa verhalten sie sich bei Plethodon und allen Spelerpes-Arten, ebenso bei der Gattung Salamandra (Fig. 71, 72 *Ob*), Amblystoma, Anaides, Chioglossa, und wahrscheinlich auch bei Batrachoseps. Nirgends aber erreicht die knorpelige Trabekular-Platte die den Cryptobranchiaten und Salamandriden-Larven (Axolotl) zukommende Ausdehnung.

Wie also an der Basis des Schädels in der unteren Circumferenz des Foramen occipitale eine Knorpelmasse getroffen wird, so besitzen auch alle Salamandriden, oder wie ich richtiger sagen würde, alle Urodelen insgesamt, ein hyalines Knorpelstück am oberen Umfang der genannten Oeffnung (Fig. 69, 71). Dies ist stets von viel geringerem Umfang als das untere und liegt entweder frei zu Tage als Commissur zwischen den in der Mittellinie nicht vereinigten Occipital-Spannen, oder rückt bei Vereinigung der letzteren an ihre untere Seite, wo es wie angekittet festhängt und sich auch noch in die Scheitelbeinregion erstrecken kann. Im letzteren Fall wird es gewöhnlich erst bei Anfertigung von Querschnitten entdeckt. Es gehört seiner Genese nach wohl zu den Labyrinthblasen (vergl. Fig. 24) und stellt eine dorsale Verwachsung derselben dar.

Die Verhältnisse des knorpeligen Nasengerüstes lassen sich nur an Querschnitten richtig erkennen und ich gehe deshalb zuerst zur Besprechung derjenigen über, die ich an Salamandrella Keyserlingii gewonnen habe.

Auf dem noch vor die äusseren Nasenöffnungen fallenden Schnitt (Fig. 39) erblickt man die mit Zähnen bewaffneten Alveolar-Fortsätze des Zwischenkiefers (*Pmx*); dorsalwärts von ihnen und zugleich der Mittellinie etwas genähert liegen zwei hyaline Knorpelbalken (*Tr*), die, wie aus Fig. 88 *prm* zu ersehen, nach vorn und einwärts geschwungene Ausläufer der medialen Nasenkapselwände darstellen. Nach auswärts aufwärts von ihnen trifft man auf den rings durch Knorpel begrenzten vordersten Blindsack der Nasenhöhle (*NK*).

Von oben her lagern sich die Processus ascendentes des Zwischenkiefers, an deren Unterfläche man (genau in ihrem Vereinigungspunct in der Mittellinie) einen kleinen Knorpelkörper entdeckt, der sich weit rückwärts zu einem Balken auszieht und einen Ausläufer des hyalinen Daches vom Nasenseptum darstellt. Er entspricht dem auch bei *Salamandra* vorkommenden und von mir schon früher l. c. berücksichtigten zungenförmigen Fortsatz (Fig. 71, 72. *ZF*; bei *Ranodon* (Fig. 70 *KZ*) ist er doppelt und man sieht hier sehr deutlich seine Zusammengehörigkeit mit der dorsalen Knorpelplatte des Internasal-Raumes (*Eth*<sup>1</sup>). Der ganze zwischen den Alveolar- und aufsteigenden Fortsätzen des Praemaxillare einer- sowie den Nasenkapseln andererseits liegende Raum wird von Drüsenschläuchen (*D*) erfüllt, welche sich auch noch auf dem zweiten Schnitt (Fig. 88 *D*) bemerklich machen. Sie umwachsen hier jedoch nicht mehr die untere Circumferenz der Nasenkapsel, sondern werden durch den schon oben erwähnten Fortsatz (*prm*) davon abgelenkt. An der medialen Seite der Nasenhöhle erscheint der Schnauzenast des Trigeminus (Fig. 88 *n*).

Die beiden basalwärts liegenden Praemaxillar-Hälften (*Pmx*) sind auseinander gerückt und die Drüsenmassen werden in dem dadurch gebildeten Zwischenraum nur von der Mundschleimhaut (*MS*) umspannt. Auswärts von den Processus ascendentes (*Pra*) ist die vorderste Spitze des Nasale (*N*) aufgetreten. Drei Querschnitte (Fig. 98) nach hinten bekommt man einen von Drüsenmassen (*D*) erfüllten, mit Ausnahme der unteren Wand, welche von Seiten der Mundschleimhaut (*MS*) gebildet wird, ganz von Knorpelplatten begrenzten Internasal-Raum. Die beiden Seitenwände desselben sind vom Ramus nasalis Trigemini (*n*) durchbrochen, welcher an dieser Stelle aus dem Riechsack in die Internasal-Höhle tritt. Gleich im nächsten Schnitt sind die Seitenwände wieder intact. Unterhalb der dicht zusammenschliessenden Processus ascendentes des Zwischenkiefers (*Pra*) sind beide Nasenkapseln durch eine sanft gewölbte Knorpelspange commissurartig verbunden. Das Cavum nasale ist hier noch

rings von Knorpel umschlossen, weiter nach hinten treten unterhalb des Nasale und oberhalb der medialen Hälfte der Vomero-palatin Platten Lücken in demselben auf.

Je mehr man mit den Schnitten nach rückwärts geht, desto höher werden die Nasenräume und das Spatium internasale. Letzteres wird zugleich immer enger bis es schliesslich, ganz ähnlich wie bei *Amphiuma* (Fig. 57 \*), eine sagittal gestellte Knorpellamelle repräsentirt (Fig. 51 *Sept*), welche sich in zwei obere, fast rein transversell gestellte und in zwei untere, schräg nach abwärts auswärts gehende Fortsätze (*aa*, *a'a'*) gabelt. Die unteren schliessen zusammen mit der Mundschleimhaut (*MS*) einen pyramidalen Raum ein, in welchem die letzten, hintersten Ausläufer der oben geschilderten Drüsenmassen (*D*) liegen. Weiter nach hinten verschwindet dieser Raum und man hat ein dünnes, oben und unten in zwei Querschenkel auslaufendes Nasen-Septum vor sich. Unterhalb des unteren Querschenkels, in dem Raum zwischen beiden Vomero-palatina, liegt ein dicker Ausführungsgang der obgenannten Drüsen (Fig. 85 *DA*).

Rechts und links von der so gebildeten Nasenscheidewand ist von neuem ein Drüsenlager aufgetreten (*DD'*). Am dicksten geschichtet liegen die Schläuche gegen die Median-Ebene zu, während sie am Boden und der Decke der Nasenkapsel höchstens in zwei bis drei Lagen angeordnet sind (*D'D'*). Durch fünf weitere Querschnitte hindurch bleibt das Drüsenlager eben so mächtig, ja gewinnt nach rückwärts zu sogar noch an Umfang; zugleich kommen auch die eine Strecke weit nur auf die Septal- und Oberkiefergegend beschränkt gewesenen Knorpellamellen der Nasenkapsel wieder mehr zur Geltung. So sehen wir nur auswärts von den oberen Schenkeln der Nasenscheidewand (Fig. 85 *aa*) eine kleine Lücke im Knorpel und eine grössere in der Vomero-palatin-Gegend (*D''*). Somit wird die ganze Innen- und Aussenwand, sowie die Decke und ein kleiner Theil des Bodens der Nasenhöhle von Knorpel gebildet. Ueberdies geht an der Aussenwand ein in die Oberkieferspange sich hinein erstreckender langer Fortsatz ab (Fig. 85 *Mc*).

Am Dache des Vorderkopfes sind die aufsteigenden Praemaxillarschenkel geschwunden und an ihre Stelle sind die vordersten Ausläufer der Stirnbeine (*F*) und über diesen die Nasalia (*N*) getreten. Auswärts von letzteren liegt das II. Praefrontale. Der Oberkiefer ist entfernt.

Noch weiter nach hinten findet man die Septallamelle bis auf ihren untersten Abschnitt geschwunden, dagegen hat sich die Basal-

lamelle (basales Ethmoidstück der Trabekel) mächtig verbreitert und bildet den knorpeligen Boden des vordersten Schädelraumes, an dem wir jetzt angelangt sind. Zwischen der knorpeligen Basallamelle (Fig. 78 *Sept*) und der Unterfläche der Stirnbeine (*F*) treffen wir einen von zwei grossen, gestreckt ovalen Oeffnungen (*Olf*) durchbohrten Vorhang aus Bindegewebe (*Bg.M.*), welcher das Cavum cranii nach vorn zum Abschluss bringt.

Unterhalb der Basallamelle (*Sept*), zwischen ihr und den Vomero-palatina (*Vop*) liegt der Schnabel des Parasphenoids (*Ps*). Die auf der vorigen Figur hauptsächlich längs der Medianlinie gelagerten Drüsenschläuche erscheinen hier (*D*) lateralwärts von der Olfactorius-Oeffnung gedrängt, liegen nach oben von den Choanen im hintersten Theil der Oberkieferhöhle und werden dabei von allen Seiten von Knorpel umspannt *Mc*. Diese Drüsenmassen sieht man auf der Figur 78 sehr deutlich an der Stelle \* den Oberkieferknorpel durchwachsen und ein Schnitt noch weiter nach rückwärts belehrt uns (Fig. 79 *AD*), dass sie aus dem vordersten Winkel der Augenhöhle stammen. Vergl. damit *Chioglossa* und *Salamandrina*.

Auf der Abbildung 79 sieht man die ethmoidale Trabekular-Platte sehr ausgedehnt und an ihren äusseren Enden verdickt (*r*). Nach oben zu unter der lateralen Partie liegt ein Knorpelbalken (*r'*), der an seiner Unterfläche Spuren perichondrostotischer Verknöcherung zeigt (*Oss*). *r* und *r'* sind die Enden des an seinem Vorderrand gespaltenen Orbitosphenoids. Vergleiche Fig. 69  $\div$  und Fig. 96 *r'r', r''r''*.)

Zwei Schnitte weiter nach rückwärts sieht man sehr deutlich die Zusammengehörigkeit der ethmoidalen Trabekular-Platte mit den von vielem Fett erfüllten und auch noch Knorpelreste einschliessenden Orbitosphenoiden *Os*. Beide zusammen bilden einen von Bindegewebe (*Bg*, vergl. auch die vorige Figur bei *Bg*) ausgekleideten kahnförmigen Raum, dessen Boden von Seiten des Parasphenoids und der Vomero-palatina noch verstärkt und dessen Dach von den Frontalia gebildet wird (*F* Fig. 86).

Nach hinten zu wird die basale Knorpelplatte immer dünner und schliesslich verschwindet sie ganz, um einer die Dorsalfläche des Parasphenoids bedeckenden Bindegewebsschicht Platz zu machen; zugleich nehmen die Orbitosphenoiden eine compactere Beschaffenheit an.

Aus dieser Darstellung wird man ersehen haben, dass das mit *Ranodon* sonst fast bis in's Einzelne übereinstimmende Cranium



von *Salamandrella* in Beziehung auf die Configuration des Nasengerüstes ziemlich stark von jenem abweicht. (Man vergleiche die Fig. 69 *NH*).

Ich reihe an diese Beschreibung von *Salamandrella Keyserlingii* diejenige des Schädels von *Plethodon glutinosus*.

Unmittelbar hinter der Symphyse des Zwischenkiefers erhält man auf dem Querschnitt Folgendes:

Zwischen den aufsteigenden Aesten der Praemaxille (Fig. 43 *Pra*) erhält man die auch bei *Salamandrella* Keys. beobachtete, von oben her nur von der äussern Haut bedeckte Drüsenmasse (*D*). Nach auswärts davon liegen die nur an ihrer oberen äusseren Seite offenen hyalinen Nasenkapseln (*NK*), welche an der Stelle des Zusammenstosses der *Processus ascendentes* und *alveolares* des Zwischenkiefers medianwärts einen Fortsatz (\* \*) abschicken.

Kurz dahinter (Fig. 100) sind die aufsteigenden Aeste (*Pra*) sehr reducirt und das Cavum internasale wird oben durch die äussere Haut, unten durch die Mundschleimhaut und seitlich von den knorpeligen Nasenkapseln (*NK*) abgeschlossen. Die medianwärts abgehenden Fortsätze der letzteren (\*) sind sehr zurückgebildet.

Die ganze Nasenkapsel mit Ausnahme des gegen die Mittellinie zu gelegenen Theiles vom Dach wird von Knorpel gebildet, welcher nur an der Stelle unterbrochen ist, wo der Oberkiefer an das Nasenbein anstösst.

Weiter nach rückwärts wird der Internasal-Raum immer enger und der Knorpel schwindet auch am Nasenboden zum grössten Theil, während er sich in der eigentlichen Oberkieferhöhle constant erhält. Ferner schwinden die Mittelstücke der medialen Wände der knorpeligen Nasenblasen und werden durch Bindegewebe (Fig. 129 *Bg*) ersetzt; oben *Sept*, und unten davon liegen noch kleine Knorpelreste, wovon die ersteren zu einer unpaaren Platte zusammengefloßen sind. Aus der Abbildung ersieht man, dass der Boden des Nasenraumes fast ausschliesslich von den Vomero-palatina (*Vop*), und die Aussenwand vom Maxillare (*M*) gebildet wird. Oben liegen von aussen nach innen gezählt das Praefrontale (*Pf*), das Nasale (*N*), und die aufsteigenden Zwischenkieferfortsätze. Das im Internasal-Raum (*Cl*) liegende Drüsenlager ist sehr zusammengeschwunden (*D*).

In dem nächsten Schnitt (Fig. 81) ist die zwischen beiden Na-

senhöhlen liegende Knorpelmasse auf das dorsale Stück (*Sept*) reducirt; die basalwärts liegenden Reste auf der letzten Figur sind verschwunden und werden durch zwei in den bindegewebigen Boden der Nasenhöhle übergehende fibröse Vorhänge (*Bg*) ersetzt. Sie schliessen einen nach abwärts von der Mundschleimhaut (*MS*) begrenzten, pyramidalen Raum ein, in welchem die Drüenschläuche (*D*), gelagert sind. Am Boden der Nasenhöhle findet sich nur ganz aussen, oberhalb der Vereinigung des Maxillare (*M*) und des Vomeropalatinum (*Vop*) eine kleine Knorpelplatte (*Kn*) und auch der die Maxillar-Höhle auskleidende Knorpel ist auf jene Stelle reducirt, wo der Oberkiefer mit dem vorderen Stirnbein zusammenstösst (*Mu*). Zugleich ist er aber hornartig in das Cavum nasale hereingewachsen und wird bedeutend verlängert durch ein mit hohen Flimmerzellen (*Fle*) besetztes, weite, maschige Räume einschliessendes Bindegewebe (*Bg*), welches auch seine Ober- und Unterseite überzieht. In seinen Maschen liegen zahlreiche, kleine Drüsen und der Nervus infraorbitalis Trigemini (*n'*). Wir haben in dieser Bildung, welche als lange Leiste fast an der ganzen äusseren Circumferenz des Cavum nasale bis in die Choanengegend sich hinerstreckt eine Muschelbildung von der vollkommensten Form zu erblicken. Somit tritt eine solche nicht erst, wie man bis jetzt annahm, bei den Anuren auf, sondern characterisirt schon die niedrigere Ordnung der Urodelen und man kann demgemäss im äusseren Bereich des Cavum nasale mit vollem Recht von einem Meatus inferior und superior sprechen. Ersterer verflacht sich nach hinten zu immer mehr, da die Concha mit dem Niedrigerwerden des Cavum maxillare hier mehr basalwärts rückt.

Im nächsten Schnitt (Fig. 49) hat sich der in der vorigen Figur mit *Sept* bezeichnete kegelförmige Knorpelzapfen sehr stark verlängert und erreicht ein die beiden dorsalwärts emporgebogenen Vomeropalatina (*Vop*) kuppelförmig verbindendes Ligament, während unterhalb der Kuppel die Drüenschläuche zu Tage treten (*D*). Letztere liegen bereits in einer taschenartigen Aussackung des Cavum orale und werden von unten her durch die Mundschleimhaut umspannt.

Das Knorpelseptum verlängert sich, je weiter wir nach rückwärts gehen, immer mehr und stösst endlich mit den in der Mittellinie abgeflachten und eng zusammenstossenden Vomeropalatina direct ohne intervenirendes Bindegewebe zusammen. In demselben Moment ist auch die Drüsenmasse und die Concha verschwunden; das Cavum

maxillare wird wieder, wie wir dies weiter nach vorn beobachten konnten, von aussen unten und oben von Knorpel ausgekleidet, welcher letzterer in ganz gleicher Weise wie bei *Salamandrella Keyserlingii* (Fig. 78 *Mc*) einen langen Fortsatz in die Oberkieferspange hineinsendet.

Im hintersten Theil der Nasenhöhle angelangt (Fig. 82) begegnen wir einer unpaaren, mit Ausnahme der Mitte ihrer oberen Circumferenz ganz aus Hyalinknorpel (*NK*) gebildeten Kapsel. Oben wird sie von den Stirnbeinen, unten von den Vomero-palatina bedeckt. Ihr Inneres ist beinahe ganz von jenen Drüsenmassen erfüllt, wie wir sie auch bei der vorigen Art (Fig. 85 *D*) kennen gelernt haben. In der Mitte derselben finden sich starke Blutgefässe (*G*) und nach auswärts davon die schon in einen dorsalen und ventralen Ast gespaltenen Olfactorii (*Olf*). Noch weiter nach hinten stösst man auf denselben bindegewebigen Vorhang, wie er in Fig. 78 *BgM* dargestellt ist; er bildet wie dort die Scheidewand zwischen Cavum cranii und nasale.

Weder im Bereich der Trabekel noch in dem Basi- und Supra-occipital-Knorpel und ebenso wenig in den Occipital-Condylen findet sich eine primäre Kalksalzablagerung im Innern, sondern stets rückt die Ossification von der Peripherie gegen das Centrum vor. Es handelt sich somit hier ebenso gut, wie bei den Phenero- und Cryptobranchiaten um einen rein perichondrostotischen Verknöcherungsprocess. Ein sehr instructives Bild für diese Verhältnisse erhält man durch den Querschnitt auf Fig. 116, welcher gerade das Suspensorium (*Qu*<sup>1</sup>) durchsetzt. Oben und unten an demselben bemerkt man zarte Knochenauflagerungen (*Qu Qu*) und darüber liegt noch ein Stück des Squamosum (*Tp*). Ferner erkennt man sehr deutlich die doppelschenkligte Verbindung des Suspensorium-Knorpels (\*~\*) mit der Aussenwand des Labyrinths (*Lab*). Der untere Schenkel ist von letzterer abgegliedert (*abg*), der obere continuirlich mit ihr verbunden. Die Petrosa (*Pet*''') schieben sich unter den Scheitelbeinen (*P*) und oberhalb des Parasphenoids (*Ps*) sehr weit gegen die Mittellinie vor.

An das eben geschilderte Verhalten von *Plethodon glutinosus* schliesst sich dasjenige der Spelerpes-Arten ziemlich eng an, doch sind die knorpeligen Nasenkapseln durchbrechenden Lücken

im Allgemeinen nicht so gross und das Septum nasale erreicht eine viel massigere Entwicklung, wie ich sie auf Fig. 45 *Sept.* von *Spelerpes fuscus* dargestellt habe. Nach unten davon finden sich bei *D* die früher schon erwähnten Drüsenmassen. Der Schnitt geht durch die Vorderenden der Stirnbeine, also ungefähr durch die Mitte der Nasenhöhlen.

In welcher intensiver Weise sich auch die senkrecht gegen die Mittellinie hin sich erhebenden Vomero-palatina an der Herstellung des Cavum internasale betheiligen können, zeigte mir ein mexicanischer *Spelerpes*, dessen Species ich nicht näher zu bestimmen vermochte (Fig. 48 *Vop*). Beide Fortsätze werden von oben her von zwei in der Mittellinie verbundenen Knorpelspangen (*Sept*) umklammert und zwischen ihnen finden sich Drüsenmassen, welche nach abwärts von der Mundschleimhaut (*MS*) umspannt werden. Etwas weiter nach vorn ist die Knorpelmasse ganz verschwunden und die Spitzen der Vomero-palatina erreichen direct die Unterfläche der hier merkwürdigerweise unpaaren Pars ascendens ossis praemaxillaris. Somit existirt hier ein sonst nur für *Desmognathus* und die Tritonen charakteristisches ganz knöchernes Cavum intermaxillare s. internasale. Die obgenannte Knorpelspange wächst in um so höherem Grade basalwärts gegen den Nasenboden, als wir mit den Schnitten weiter nach rückwärts gelangen; schliesslich beobachten wir ganz dasselbe Septum cartilagineum nasi wie bei *Salamandrella Keys.* und *Plethodon* (Fig. 49, 85 *Sept.*). Auch diesem Thier kommt eine deutlich ausgeprägte Concha zu.

Eine weitere Illustration zu dem Verhalten des Nasengerüstes der *Spelerpes*-Arten gibt die Figur 108. Dieselbe ist dem Schädel des *Spelerpes fuscus* entnommen und man sieht von unten her durch die weiten Lücken im Boden der Kapseln in die beiden Nasenhöhlen Cav. nas. hinein. Vorn und aussen liegt die rings von Knorpel umschlossene Apertura nasalis externa (*Apn*) und von vorn her sind die beiden Nasenblasen durch einen tiefen Einschnitt getrennt (*Ci*). Die denselben erfüllenden Drüsenmassen sind auf dem Präparat entfernt. Nach rückwärts davon findet sich das Septum nasi (*Sept.*, *Eth.*), welches sich hinten über den Parasphenoidschnabel wegschiebt und zugleich eine starke Verbreiterung erfährt (vergl. die das Parasphenoid auf der Abbildung durchsetzende, geschwungene Querlinie). Seitlich davon hängt es durch zwei Knorpelspangen, (*r'*, mit den beiden Schenkeln des Orbitosphenoids (Trabekels, *r''r'''*) und Fig. 96 *r''r'''*) zusammen. Dadurch entsteht ein Schlitz, durch



welchen der Ramus nasalis Trigemini (Fig. 96, 108 *n*) von der Orbita in das Cavum nasale tritt.

Die diese Oeffnung ventralwärts begrenzende Spange (*r*) ist der mit dem Hinterrand des knorpeligen Nasenbodens verschmolzene Antorbital-Fortsatz oder der »Gaumenfortsatz« der deutschen Autoren (*AF*). Bei *Mc* setzt sich letzterer unter starker Zunahme seines Volums in Form eines schnabelartigen Hakens in die Oberkieferspange hinein fort.

Welchen Bezirk der bei den Spelerpes-Arten in hyalinem Zustand verharrende, hinterste, mit der prootischen Region zusammenstossende Abschnitt des Trabekels einnimmt, ist sehr gut aus der Fig. 96 *Lo* zu sehen. Der Knorpel ist vollständig herausmacerirt und so ist eine grosse nach rückwärts mit dem Triginusloch communicirende Oeffnung entstanden, welche nach vorn vom Orbitosphe-noid (*Os*), nach rückwärts von der Regio prootica (*Pet*), nach oben vom Parietale (*P*) und nach abwärts vom Parasphenoid (*Ps*) begrenzt wird.

Eine weitere Erläuterung für den Aufbau des Schädels der lechridonten Salamandriden geben die Figuren 69 (*Ranodon*) und 71, 72 (*Salamandra*).

Bei beiden bemerkt man ein viel vollkommeneres, von keinen Lücken unterbrochenes Dach der Nasenkapseln (*NK*): auch der Boden (Fig. 72 *NK*) zeigt einen geringeren Ausschnitt, als bei *Spelerpes fuscus*. Ueberdies existirt auf der Aussenfläche der Knorpelblasen (Fig. 71 *NK*) eine kleine runde Oeffnung (*n'*) zum Durchtritt des Ramus infraorbitalis Trigemini.

Bei *Ranodon* und *Salamandra* beobachten wir bezüglich des Antorbital-Fortsatzes genau das bei *Spelerpes* geschilderte Verhalten, was auch in Beziehung auf die die Regio prootica ventral- und dorsalwärts umgreifenden Spangen des Suspensorium-Knorpels aufrecht zu erhalten ist.

---

Was endlich meine am Tritonen-Schädel mittelst Querschnitten angestellten Studien betrifft, so haben mir diese bei *Trit. viridescens* folgende Resultate ergeben:

Auf dem ersten Schnitt (Fig. 35) bemerkt man in der Mitte zwischen beiden Nasenkapseln (*NK*), welche letztere unten, innen und oben hyaliner Natur sind, ein unpaares knöchernes Septum (*Sept*).

Nach abwärts trägt es an einer etwas erweiterten Stelle eine haarfeine Oeffnung  $\sim$ , schnürt sich darauf stark ein und breitet sich zu einer breiten das Mundhöhlendach begrenzenden Platte aus (*Pmx*, *Pr.pal*). Ich brauche wohl kaum hinzuzufügen, dass wir in diesem Knochen die synostotisch vereinigten Processus descendentes und palatini des Zwischenkiefers zu erblicken haben. Die obgenannte feine Oeffnung ist der vorderste Ausläufer der Zwischenkieferhöhle, somit die Andeutung eines früheren Zerfalls des Knochens in zwei Hälften. Sie rückt, je weiter wir nach rückwärts gehen, immer weiter nach oben und dehnt sich zugleich nicht unbeträchtlich aus (Fig. 117  $\sim$ ). Schliesslich bricht sie nach oben durch und fliesst mit der wesentlich von den senkrechten Fortsätzen der Nasalia (*N*) gebildeten Zwischenkieferhöhle zusammen. Zu gleicher Zeit ist die knorpelige Nasenkapsel auf die mit *NK* bezeichneten Reste reducirt.

Genau in die Rückwärtsverlängerung des nun in zwei Hälften getheilten Hinterendes der Pars descendens ossis praemaxillaris fallen die absteigenden Fortsätze der Frontalia (vergl. Fig. 109 *F*), und letztere stossen bekanntlich auch mit den Leisten der Vomero-palatina (Fig. 109 *Pr*, *Vop*) zusammen. Alles dies wird sehr anschaulich durch die Querschnitte 118, 119, 121, woraus zugleich hervorgeht, dass die Fortsätze der Vomero-palatina nach hinten zu immer weiter nach oben rücken und dass andererseits die Processus frontales (*F*) von den an ihrem unteren Rand gespaltenen Nasalia (*N*) förmlich in die Klemme genommen werden.

Figur 121 zeigt uns die Stelle, wo die vorher nur zwischen Frontalia und Nasalia gelagerten Drüsenmassen (*D*) durch die auseinander weichenden Stirn- und Pflugscharfortsätze durchpassiren und nach abwärts bis an die Mundschleimhaut (*MS*) gelangen. Es ist damit ein die ganze Höhe des Schädels durchsetzendes Cavum internasale geschaffen, dessen Wände immer mehr in eine gegenseitige Parallelstellung gerathen und weiter nach hinten ganz verschwinden, um von den medialen Wänden der hyalinen Nasenkapseln ersetzt zu werden (Fig. 122 *NK*). Auf dieser Abbildung sind die Vomero-palatina und Nasalia (*Vop* u. *N*) schon dem Verschwinden nahe, während die hyaline Nasenkapsel an Ausdehnung wieder zugenommen hat und nur am Boden durchbrochen ist (*Ch*). Nach aussen liegt der Oberkiefer (*M*).

Der von reichen Drüsenlagern erfüllte Internasal-Raum ist viel weiter geworden und wird unten von Knochen (*Vop*), seitlich von

den knorpeligen Nasenkapseln und oben von dem Integument (*AH*) begrenzt.

Ich habe noch nachzutragen, dass kurz hinter der Stelle, wo die Fortsätze der Frontalia und Vomero-palatina schwinden, der die Internasalhöhle begrenzende Knorpel jederseits eine weite Oeffnung besitzt, wodurch die Drüsenschläuche massenhaft in das Cavum nasale eindringen (Fig. 120 \*), kurz dahinter sind die Knorpelwände wieder geschlossen und verhalten sich in dem obigen Sinne.

Kaum ist man jedoch um zwei Querschnitte weiter nach rückwärts gelangt so schwinden die Knorpellamellen aufs Neue und werden mit Ausnahme ihres basalen Theiles (Fig. 124 *Tr*) durch bauchig nach aussen getriebene Bindegewebslamellen (*Bg*) ersetzt. Das Verhalten des Vomero-palatinum, der Frontalia und Praefrontalia geht aus der Abbildung so deutlich hervor, dass ich nichts hinzuzufügen brauche.

Bemerkenswerth ist die grosse, das ganze Lumen des Schädelrohres erfüllende Drüsenmasse (*D*).

Wir befinden uns auf diesem Schnitt in dem hintersten Bezirk der hier gewaltig verengten Nasenhöhlen (*NK*) und im nächsten Schnitt (Fig. 126) ist von letzteren gar nichts mehr zu sehen. Wir sind nämlich bereits im vordersten Abschnitt des Cavum cranii angelangt und treffen auch hier die in grosser Menge eingewanderten, von den beiden noch ungespaltenen Olfactorii (*Olf*) durchsetzten Drüsenmassen (*D*). Seitlich liegen die hyalinen Vorderenden der Trabekel (Orbitosphenoide) und zeigen eine continuirliche Verschmelzung mit Praefrontale und Frontale (*F* u. *Pf* rechte Seite); nach unten stossen sie an die Vomero-palatina, zwischen welchen sich bei (*MS*) die Mundschleimhaut ausspannt.

Die Abbildung 123 betrifft einen Querschnitt, welcher durch die Mitte der Stirnbeine geht. Man beachte die absteigenden Orbitalfortsätze dieser Knochen, sowie die topographischen Beziehungen der Orbitosphenoide, der Vomero-palatina und des Parasphenoids (*Os*, *Vop* u. *Ps*). Bemerkenswerth sind die selbst bei diesem hoch entwickelten Thiere erhaltenen theils lufthohlen, theils von Knorpel und Fett erfüllten Lücken im Stirnbein und Orbitosphenoid (*K*, *F*, *U*). Erst in der Nähe des Foramen opticum hört jede Spur davon auf.

Noch mächtigere, unter rechtem Winkel von der Dorsalfläche abgelenkte Orbitalfortsätze erzeugen die Scheitelbeine (Fig. 127 *Pr. orb*). Sie stossen nach abwärts an den knorpeligen Theil der RATHKE'schen Schädelbalken (*AS*, Alisphenoide), die ich bei älteren

Thieren von aussen her mit einer Knochenkruste überzogen fand; dasselbe gilt auch für *Triton alpestris*, doch sind hier die Knorpel-massen stets kräftiger ausgeprägt. Nach unten davon liegt das napfförmig erscheinende Parasphenoid (*Ps*).

Der Schnitt auf Fig. 125 geht gerade durch den Anfang der prootischen Region. Der Orbitalfortsatz des Parietale (*Prorb*) stösst an die noch mit Knorpelspuren versehene obere Wand des Trigemini-scanales (*Tg*); die untere Wand (*Kn*) vereinigt sich mit dem Parasphenoid (*Ps*). Sehr klar liegen die Beziehungen des Suspensorium-Knorpels (*Qu'*) zum Petrosum '*Pet* u. *Pet*' einer-sowie zum Os pterygoideum (*Pt* \*), und dem Squamosum (*Tp*) ander-seits; namentlich deutlich ist das Articulations-Verhältniss zwischen dem dorsalen Schenkel des Suspensorium \* und dem anstossenden mächtigen Gelenkkopf der Regio prootica (*GK*). Unter ihm liegt ein kleines Gefäss (*G*).

Auf dem nächsten Schnitt (Fig. 128) ist bereits die Labyrinth-höhle (*Lab*) eröffnet; für die übrigen Verhältnisse gelten die Be-zeichnungen der letzten Figur.

Sehr instructiv ist der Schnitt auf Fig. 130; er entstammt dem Schädel des *Triton alpestris* und zeigt sehr hübsch das Verhält-niss der Bogengänge (*Bgg*) und die natürliche Stellung des Opercu-lum (*Op*): die beiden anstossenden Ränder des Petrosum (*Pet* \* \*) sind mit Knorpel überzogen. Die Labyrinthhöhle ist bedeutend er-weitert und gegen das Cavum cranii durch eine feste Knochenwand (*Pet''*) abgeschlossen. Letztere geht nach abwärts in den dem Pa-rasphenoid aufgelagerten Boden der Petroso-occipitalia über und stösst in der Mittellinie durch eine Knorpelcommissur (*Ob*) mit der andern Hälfte zusammen. Es ist dies der letzte Rest der von mir schon zu wiederholten Malen mit dem Namen »basi-occipitale Knor-pelspange« belegten hyalinen Masse. (Vergl. Fig. 12 *Ob*. Fig. 25 *Ob*, Fig. 69, 72 *Ob* etc.) Die mit *f* bezeichneten Bezirke des Knochens sind mit Fett gefüllt und waren jedenfalls dem Knorpelzustand noch nicht lange entwachsen.

Weiter nach hinten (Fig. 83) sind Scheitelbeine und Parasphe-noid verschwunden und das Schädelrohr wird nun einzig und allein durch die beiden Petroso-occipitalia dargestellt, welche sich ventral-wärts und dorsalwärts vereinigt haben. Dies geschieht in der erst- genannten Richtung durch die auf dem vorigen Schnitt schon er-wähnte, hier aber noch viel mehr in knorpeligem Zustand erhaltene Basi-occipital-Spange (*Ob*). Auswärts davon liegen im Knochen



die oben erwähnten mit Fett, Luft und Knorpel erfüllten Hohlräume (*f, l*).

Die dorsale Vereinigung der Petroso-occipitalia geschieht durch die von mir früher sogenannte dicke Supra-occipital-Knorpelspanne (*Os*). Auch seitlich von ihr finden sich in dem starken Knochen einzelne Knorpel-Inseln eingesprengt. Man vergleiche damit die Schilderungen und Abbildungen der Crypto- und Phanerobranchiaten, sowie diejenigen der lechriodonten Salamandriden (Taf. XIX bis XXIII).

Der letzte von mir angefertigte Schnitt am Schädel des Triton alpestris zeigt einen Schwund des basi- und supra-occipitalen Knorpels (Fig. 84 *Fask* und *Bg*). An die Stelle des ersteren ist Faserknorpel-, an die des letzteren reine Bindegewebsmasse getreten. Sehr hübsch sieht man den durch Seitenbänder (Fig. 83, 84 *Lgt*) in Suspension erhaltenen mittleren Fortsatz des ersten Halswirbels (*Atl*). Die Beteiligung der verschiedenen Gewebelemente an seiner Herstellung ist durch drei verschiedene Farbtöne dargestellt.

Ferner ist auf der Abbildung 84 der Durchschnitt des Occipital-Condyls (*Cocc*) und die Lage des Vagus (*Vg*) in seinem weiten Canale deutlich zu sehen.

Zum Schlusse noch ein Wort über einige am Schädel der Salamandrina persp. gewonnene Schnitte. Es war mir namentlich darum zu thun, die gegenseitigen Beziehungen der Stirnbeine, des Zwischenkiefers und der Vomero-palatina ins richtige Licht zu stellen. Ich habe deshalb auch horizontale Flächenschnitte und solche, die in sagittaler Richtung geführt wurden, zu Hülfe genommen.

Die Fig. 133 stellt einen Querschnitt dar, der zwei Millim. hinter der Schnauzenspitze gewonnen wurde. Man sieht das mit Ausnahme seines Daches ganz vom Zwischenkiefer (*Pmx*, *Pr.pal*) gebildete Cavum intermaxillare von vielen Drüsenschläuchen erfüllt (*D*); letztere werden von oben her durch das Integument zugedeckt (*AH*). Ausser der Praemaxille beteiligt sich an der Herstellung der knöchernen Nasenkapsel das Nasale (*N*) und die Maxille (*M*). Abgesehen von der dem letztgenannten Knochen entsprechenden Circumferenz des Cavum nasale wird dieses von einer continuirlichen Knorpelmasse ausgekleidet (*NK*), welche eine Art Duplicatur der betreffenden Knochen repräsentirt. Auf die Knorpellage folgt nach einwärts ein 1—2 schichtiges Drüsenstratum (*D*) und an dieses schliesst sich das in einem mit seiner Concavität auswärts schauenden

den Halbmond angeordnete Riechepithel *REp* : auswärts liegt gewöhnliches Schleimhaut-Epithel (*SEp*).

Drei Schnitte weiter nach hinten beginnt das Vomero-palatin (Fig. 132 *Vop*) sich an der Herstellung der Aussenwände des Cavum intermaxillare zu betheiligen. Die kürzer gewordenen Processus descendentes des Zwischenkiefers werden von jenen und den Nasalia (*N*) in die Mitte genommen, bis sie endlich ganz verschwinden, um von den hoch emporgewachsenen Fortsätzen der Vomero-palatina (Fig. 134 \*) ersetzt zu werden. Diese erreichen in der Nähe der Schädeloberfläche die Nasalia (*N* vergl. Fig. 46 *zz* meiner Arbeit über Salamandrina) und somit existirt eine Stelle im Schädel, wo die von den Drüsen erfüllte Zwischenkieferhöhle einzig und allein von den Ossa vomero-palatina gebildet wird.

Von oben her kommt, wie auch bei den letzten Schnitten zu sehen war, die äussere Haut (*AH*) zu Hülfe.

Die Knorpelkapsel (*NK*) der Nasenhöhle ist sehr zurückgebildet, sie findet sich nur noch am Boden, an der Innenwand und theilweise am Dache derselben.

An die Stelle der senkrecht aufsteigenden Fortsätze der Vomero-palatina sehen wir auf der Abbildung 137 die mit ihren medialen Rändern in das Cavum intermaxillare herabwachsenden Stirnbeine (*F*, *l*) treten und finden sie durch eine Lücke von den ersteren getrennt. Dadurch communiciren beide Höhlen mit einander und der Ramus nasal. Trig. gelangt, wie ich früher schon gezeigt habe, dadurch von der Nasen- in die Zwischenkieferhöhle.

Als neuer Knochen ist das Praefrontale (*Pf*) in die Umgrenzung der Nasenhöhle eingetreten. Die knorpeligen Kapselstücke (*NK*) sind auf die äussere und innere Circumferenz des Cavum nasale beschränkt.

Zwischen der inneren Wand des Oberkiefers und der anlagern den Knorpellamelle entdeckt man den Thränennasengang (*D'*).

Das auf der vorigen Figur schon eingeleitete Flacher- und Flacherwerden des Vomero-palatinum ist auf dem Querschnitt (Fig. 138 *Vop*) noch weiter gediehen. Zugleich hat es sich von den unteren Enden der Stirnbeine (*F* \*) noch mehr zurückgezogen, so dass die knorpeligen Nasenkapseln in den dadurch entstehenden Spalraum hereinwachsen können. Sie erreichen sich erst auf der Fig. 139 vollkommen und werden vorderhand noch durch eine dünne Lage fibrösen Gewebes (*Bg*) in der Mittellinie vereinigt.

Wir haben es hier wieder, wie man leicht erkennen wird, mit der

ethmoidalen Basalplatte der Trabekel zu schaffen (vergl. Fig. 30, 36, 78 u. 79).

Diese Trabekularplatte wird im nächsten Schnitt (Fig. 143) von den beiden basalwärts mächtig ausgewachsenen und mit zangenartigen Rändern (\* \*) versehenen Stirnbeinen in die Klemme genommen und erscheint in ihrem Volum bedeutend reducirt. Zugleich haben die beiden Stirnbeinfortsätze (\* an ihrem oberen Ende einen medianwärts und aufwärts sich erstreckenden Auswuchs (+) getrieben, welcher die Drüsenschläuche (*D*) theilweise von oben her zudeckt.

Lateralwärts, gegen die Nasenhöhlen zu liegt der mächtige zwischen die knorpeligen Kapseln (*NK*) eingefügte Olfactorius (*Olf*) und nach unten zu schliessen sich an das ganze Gefüge die Vomero-palatina (*Vop*).

Im nächsten Schnitt schon trifft man auf die von mir so genannten Processus uncinati ossis frontis (Fig. 112 *HF*, *HF*), welche einen vollkommen knöchernen Abschluss des Cavum cranii nach vorn zu Stande bringen. Oben gehen sie in die Hauptmasse (*F*) des Stirnbeines über und seitlich von ihnen erheben sich die hier rein hyalinen Schädelbalken (*Os* [*Tr*]), welche nach abwärts den Vomero-palatina (*Vop*) wie einem Postamente aufsitzen.

Diese drei Elemente zusammen erzeugen auf eine sehr merkwürdige Weise eine Lamina cribrosa, durch die der Olfactorius (*Olf*) in die Nasenhöhle tritt.

Als weitere Illustration zu dem hier geschilderten Verhalten der Regio ethmoidalis von dem italienischen Brillensalamander mag die Abbildung 114 dienen. Es handelt sich dabei um einen Sagittal-Schnitt seitlich von der Median-Ebene und man sieht den Proc. uncinatus (*HF* [*Eth*]) des Os frontale (*F*) in weitem Schwunge das Vomero-palatin (*Vop*) erreichen und die Schädelkapsel abschliessen. Nach vorn davon liegt die ethmoidale Trabekular-Platte im Querschnitt und noch weiter nach vorn, bis zum Zwischenkiefer (*Pmx*) sich erstreckend, finden wir die oft besprochenen Drüsenmassen (*D* [*Cr*]), welche von oben her vom Integument (*AH*) umspannt werden. Noch deutlicher erscheint dies Alles mit Zuhülfenahme des horizontalen Flächenschnittes auf Fig. 26, wo ich dieselben Bezeichnungen gebraucht habe, wie im vorigen Fall, so dass es überflüssig wäre, darüber noch viele Worte zu verlieren. Ich mache nur auf die Lage des Gehirns (*Ge*) und des Olfactorius (*Olf*) aufmerksam.

Ich habe absichtlich neben diese Abbildung von Salamander

drina diejenige eines Flächenschnittes des Vorderkopfes von Triton taeniatus gestellt (Fig. 27).

Es springt dadurch die Differenz im Organisationsplane Beider sehr in die Augen: dort der derbknochige Abschluss des Schädelscavum und die weit nach rückwärts sich erstreckende allseitig von Knochen begrenzte Intermaxillar-Höhle — hier die zarte, bindegewebige Abgrenzung der beiden Höhlen, wovon die vordere (*Ci*) nur etwa in zwei Dritteln ihrer Länge von Knochen flankiert wird (*Pmx*, *Sept*), und nach rückwärts zu eine weite Communications-Oeffnung mit den beiden Cava nasalia erkennen lässt. Bei beiden sieht man den Ram. nasalis Trig. *n* die hintere Nasenwand durchbohren und bei Triton alpestris gesellt sich auch noch ein Gefäss (*G*) hinzu.

Die Fig. 113 stellt einen Sagittalschnitt von Salamandrina seitlich vom Cavum intermaxillare dar. Die Nasenkapsel (*NK*) ist eröffnet und man sieht durch den Orbitalfortsatz (*Pf*, *Pf*<sup>1</sup>) des Praefrontale einen Drüsenschlauch (*D* \*) in dieselbe von der Augenhöhle her eindringen. Ich habe diese Drüse schon früher (l. c. aufgefunden, konnte aber damals ihres Ausführungsganges nicht ansichtig werden. Dass eine solche, in die Nasenhöhle eindringende Drüse den verschiedensten allen? Salamandriden zukommt, habe ich weiter oben anlässlich der Beschreibung des Schädels der Salamandrella und Chioglossa erwähnt. — Fig. 115 zeigt, dass auch bei Salamandrina ein knorpeliges Alisphenoid, wenn auch in minimaler Form (*Asc*, und von aussen durch Knochensubstanz *As*) überlagert, vorhanden ist. Nach auswärts aufwärts davon liegt das Trigemino-Loch *Tg*, was beweist, dass wir uns auf dem Querschnitt in der Regio prootica befinden. Ein von der Scheitelregion und zwar vom Processus orbitalis derselben ausgehender, nach auswärts und abwärts laufender Knorpelfaden (*Kn*) ist mir in seiner Bedeutung nicht klar geworden und erfordert deshalb eine neue Untersuchung.

Zum Schlusse will ich noch einmal bemerken, dass allen Tritonen ohne Ausnahme ein knöchernes Flügelbein zukommt, das in seinem Innern stets einen, wenn auch minimalen Rest einer Cartilago pterygoidea einschliesst (Fig. 111 *Ptc*, Fig. 131, 136, 140, 144 *Ptc*). Zuweilen ist letzterer auch nur in einer Rinne auf der Dorsalseite des Knochens gelagert, stets aber hängt er nach rück-



wärts, genau wie bei den Cryptobranchiaten und den Ichthyodonten Salamandriden mit dem mehr oder minder entwickelten Quadratknochen (Fig. 111) zusammen. Dass der bei den letztgenannten Gruppen zum Alisphenoid ziehende Fortsatz der Cartilago pterygoidea unter gewissen Verhältnissen bei den Tritonen fehlen kann, ist selbstverständlich. Die Figur 111, wo an der Stelle *As* eine derbe Verknöcherung aufgetreten ist, liefert ein solches Beispiel.

Nachdem ich damit alle Detailverhältnisse des Craniums der Urodelen genau geschildert habe, gehe ich zur Beschreibung des Zungenbein-Kiemenbogen-Apparates über.

### Der Zungenbein - Kiemenbogen - Apparat.

Dieser Theil des Kopfskelets ist viel leichter und bequemer darstellbar, als das eigentliche Cranium und darin mag wohl der Grund liegen, dass er von jeher eine eingehendere Berücksichtigung von Seiten der Anatomen erfahren hat.

Das beste hierüber existirende Werk entstammt der Feder J. G. FISCHER'S (l. c.), leider verbreitet es sich aber fast ausschliesslich nur über die Phanero- und Cryptobranchiaten und die Salamandriden werden kaum berücksichtigt. Ganz dasselbe gilt für das oben citirte HYRTL'Sche Werk über Cryptobranchus, worin die höhere Urodelengruppe ebenfalls sehr kurz abgespeist wird.

Trotz der vorzüglichen Leistungen FISCHER'S sehe ich mich doch genöthigt, noch einmal von unten aufzubauen und auch die beiden niedersten Tribus der geschwänzten Amphibien mit in den Kreis dieser Betrachtungen zu ziehen. Es ist dies um so mehr angezeigt, als wir hierin den ursprünglicheren Typus dieses Apparates zu erkennen und somit hier den Schlüssel zu suchen haben, der uns das Verständniss der stark modificirten Verhältnisse im Kiemenskelet der Urodelen eröffnet.

Was zunächst Siren betrifft (Fig. 10 und Fig. 18), so tritt uns hier ein Bogensystem entgegen, das jederseits aus fünf Gliedern besteht, wovon nur drei die in der Mittellinie gelegenen zwei Copulae, das Basisbranchiale I u. II (*Bbr I, II*) direct erreichen. Die zwei hintersten und zugleich kleinsten Bögen legen sich nach Art der »falschen« Rippen des Menschen immer nur an das proximale Ende ihrer Vorgänger an (*Epbr III, IV*).

Die Form des Basibranchiale I stellt einen Doppelkegel oder eine Art Sanduhr dar mit stärkerem Vorder- und schwächerem Hinterende; ersteres ist vorn kugelig abgerundet, letzteres quer abgestutzt. Mehr stabartig und wie ein umgestürztes Kreuz mit schräg gegen die Längsaxe abgebogenen Querarmen erscheint das Basibranchiale II.

Der erste Kiemenbogen, das Hyoideum, oder wie ich ihn mit den englischen Autoren nennen will, das Keratohyale (Fig. 10. 18 *KeH*), ist weitaus der mächtigste Theil des ganzen Bogensystems; er articulirt vorn mit tief ausgehöhlter Gelenkfläche mit dem Basibranchiale I, schnürt sich dann nach rückwärts stark ein, um sich gleich darauf wieder zu verdicken; von dieser Stelle an verjüngt er sich ganz allmählig gegen sein Hinterende. Seine Richtung geht anfangs parallel dem Unterkiefer dann aber läuft die Spange hinauf zur Labyrinthgegend, wo sie in eine Parallele mit dem Squamosum zu liegen kommt und schliesslich noch das Hinterhaupt um ein Beträchtliches überragt (Fig. 18 *KeH*). Die hier in Betracht kommenden Bandmassen werde ich in zusammenfassender Weise für alle Urodelen erst bei Abhandlung des Opercular-Apparates beschreiben.

Der erste eigentliche Kiemenbogen, das Keratobranchiale I, stösst mit seinem vorderen verjüngten Ende einerseits an die Hinterfläche des Basibranchiale I, andererseits an den vordersten Ausläufer des sehr dünnen Keratobranchiale II. Beide Keratobranchialia zeigen sich in der Gegend ihres Zusammenstosses mit den zugehörigen Epibranchialia aufgetrieben.

Sämmtliche Epibranchialia bestehen aus Hyalinknorpel und übertreffen die knöchernen Keratobranchialia weitaus an Volum; auch das distale Ende des Keratohyale ist auf eine weite Strecke hyalin. Das vorderste Ende des letzteren, sowie dasjenige des Basibranchiale I besitzt ebenfalls einen knorpeligen Ueberzug, den man vielleicht mit dem Hypohyale (*HpH*) und dem Basihyale (*BsH*?) der Fische in eine Parallele stellen darf. Dass sich am Zusammenstoss des Hinterendes vom Basibranchiale I und den Keratobranchialia I, II knorpelige Apophysen finden, lehrt ein Blick auf die Figur 10. Ohne jegliche knorpelige Elemente bleibt nur das Basibranchiale II.

Eingliederig sind somit unter allen Kiemenbogen nur der dritte und vierte, welche durch die Epibranchialia III, IV hergestellt werden.

An den Kiemen-Apparat von *Siren lacertina* schliesst sich nicht, wie man vielleicht erwarten könnte, derjenige der übrigen Phanerobranchiaten, sondern derjenige der Cryptobranchiaten, vor allem der-

jenige von *Menopoma* und *Cryptobranchus* an. Beide besitzen eine grosse Aehnlichkeit, so dass ich mich darauf beschränken will, nur denjenigen des ersteren zu schildern (Fig. 23).

Vor allem imponirt das wahrhaft monströs entwickelte Keratohyale (*KeH*), das nur eine kleine Knocheninsel in seinem proximalen Ende einschliesst. Die ganze übrige Masse ist hyalin und besteht aus drei Gliedern 1) dem eigentlichen Keratohyale, 2) dem Hypohyale (*HpH*) und 3) dem Basihyale (*BsH*). Letzteres schliesst sich in der Mittellinie eng an das der andern Seite an und erzeugt mit ihm einen nach hinten offenen Winkel, in dem ein kleines dreieckiges Knorpelstückchen eingelassen ist. Ich betrachte dieses als die rudimentäre Copula des Zungenbeinbogens. FISCHER stellt diese Verhältnisse auf seiner Taf. I Fig. 6 wesentlich anders dar, was ich mir nicht erklären kann; möglich, dass bei sehr alten Thieren eine Reduction der Theile eintritt.

Die beiden ersten Keratobranchialia und Epibranchialia zeigen in ihrem Verlauf grössere oder kleinere Knochenzonen, welche auf dem vorderen Paar durch ein Versehen des Lithographen durch keinen besonderen Farbenton hervorgehoben sind. Die beiden ersten Epibranchialia sind von ihren zugehörigen Keratobranchialia wohl abgegliedert und stossen nach vorn an eine breite schuppenartige hyaline Copula (*Bbr I*).

Nun besitzt *Menopoma* noch ein drittes, wohl abgegliedertes Keratobranchiale (Fig. 23 *III*) in Form eines kleinen ovalen Knorpelkörpers, welcher sich an die Mitte der nach vorn folgenden Spange anlegt, also ausser Verband mit der Copula getreten ist. Daran schliesst sich das wieder mit einer deutlichen Knocheninsel versehene Epibranchiale *III* und nach hinten davon folgt das sehr rudimentäre ganz hyaline Epibranchiale *IV*.

Bezüglich der Zahl der Kiemenbogen schliesst sich an *Menopoma Amphiuma tridactylum* an (Fig. 8 u. Fig. 17). Hier ist das säbelförmig geschwungene, mit einer fadenartigen Knochenzone versehene Keratohyale eingliederig geworden, ein Verhalten, das bei manchen Salamandriden wiederkehrt (Fig. 8, 17 *KeH*). Ferner existirt bei diesem Thier nur noch ein Keratobranchiale (*Kebr I*), welches ganz aus Knochensubstanz besteht und mit seinem zugehörigen Epibranchiale *I* (*Epbr I*) synostotisch verlöthet ist. Nach rückwärts davon liegen drei hyaline, äusserst rudimentäre, nur durch Bindegewebe aneinander geheftete Epibranchialia. Was das Fehlen des Keratobranchiale *II* anbelangt, so zeigt sich hierin

Amphiuma sogar mehr reducirt, als alle Salamandriden, vor allem Ellipsoglossa und Ranodon (Fig. 66, 68).

Dasselbe gilt auch für Proteus und noch mehr für Menobranchus: bei welch letzterem das bezügliche Bogenstück bis zu jenem mit *Kebr II* bezeichneten ovalen Knorpelkörper zurückgebildet ist (Fig. 4). Er legt sich an das vorhergehende Epibranchiale I an und hat somit allen Connex mit der Copula (*Bbr I*) eingebüsst, ein Verhalten, das auch bei Proteus wiederkehrt, obgleich dieses Stück hier in etwas grösserer Ausdehnung (Fig. 19 *Kebr II*) erhalten ist und auch noch mit dem Keratobranchiale I in Contact tritt.

Das kurze Keratohyale besitzt bei Menobranchus an seinem distalen Ende noch ein Hypohyale (*HpH*), welches seitlich an das Vorderende des Basibranchiale I (*Bbr I*) herantritt und sich mit ihm durch Bindegewebe verlöthet. Bei Proteus ist es eingliedrig (Fig. 19 *KeH*) und noch kürzer geworden als dort. Beiden Molchen kommen nur drei Epibranchialia zu, wovon die zwei letzten an ihrem basalen Ende gabelartig zusammengefloßen sind (Fig. 4, 19 *Epbr II, III*). Proteus unterscheidet sich von Menobranchus hauptsächlich durch die fast alle Theile betreffende Verknöcherung, wobei nur noch die proximalen und distalen Enden in knorpeligem Zustand verharren; auch sind bei diesem Thier die Kiemenbögen, vor allem der erste länger gestreckt und stellen mehr oder weniger rundliche Knochenstäbchen dar, während es sich bei Menobranchus mehr um breite, flach gedrückte Knorpellamellen handelt. Sowohl Menopoma, als Cryptobranchus und Amphiuma besitzen nur die vorderste Copula, nämlich das Basibranchiale I; bei sämtlichen Phanerobranchiaten findet sich noch ein zweites, das ich bei Siren in seiner Kreuzform schon näher geschildert habe, während ich von den beiden andern Arten noch seine einfach stabartige Form hervorzuheben habe. Stets ist es wohl verknöchert (Fig. 4, 19 *Bbr II*) und trägt an seinem Hinterende eine kleine knorpelige Apophyse.

Sehr merkwürdig ist ein an der Spitze des Basibranchiale von Amphiuma vorkommender Haufen von 13 kleinen Knorpelstückchen (Fig. 8 *BsH, HpH*), die wohl aus einem Zerfall des Basi- und Hypohyale hervorgegangen sind.

Den Kiemenbogen-Apparat der Salamandriden habe ich schon früher in meiner Arbeit über Salamandrina mit Beziehung auf die einheimischen Tritonen, die Gattung Salamandra, Salamandrina und Spelerpes einer ziemlich genauen Berücksichtigung unterzogen, weshalb ich mich in Vielem darauf beziehen kann.



Damals waren mir die asiatischen Salamandriden noch unbekannt und diese nehmen unbedingt die niederste Stellung nicht nur im Bau des Cranium, sondern auch ganz besonders in dem des Visceralskeletes ein.

Bevor wir aber zur Schilderung desselben übergehen, werfen wir zuerst einen Blick auf die Larven von *Amblystoma*, *Pleurodeles*, *Salamandrina*, *Salamandra* und den Tritonen. Allediegenannten zeigen in der Anlage des Kiemenkorbes die auffallendste Uebereinstimmung, insofern es sich überall um die Anlage zweier Basibranchialia (*Bbr I, II*) eines zweigliedrigen, aus Hypo- und Keratohyale bestehenden Zungenbeinbogens (*KeH, HpH*), zweier Keratobranchialia (*Kebr I, II*) und vierer Epibranchialia (*Epbr I—IV*) handelt (Fig. 73). Es stimmt somit der Apparat fast bis ins Einzelne mit demjenigen überein, wie wir ihn bei ausgewachsenen Exemplaren von *Siren lacertina* (Fig. 10) kennen gelernt haben; die Ähnlichkeit wird noch vermehrt durch das an seinem Hinterende gabelig sich theilende Basibranchiale II.

Letzteres verknöchert sehr früh, schnürt sich bei sämtlichen Salamandriden von dem ersten Basibranchiale ab, rückt nach hinten und kommt als die von SIEBOLD mit *Os thyroideum* bezeichnete Knochenspange an der Schlundwand nach rückwärts in die Nähe des Pericards zu liegen.

Am stärksten ausgeprägt finde ich diesen Theil bei *Gyrinophilus* (Fig. 102 *Oth*); stets ist er, mag er klein oder gross ausfallen, gut ossificirt und besitzt da und dort an seinen lateralen Enden kleine Knorpel-Apophysen (Fig. 75 *Oth*).

Was nun den Kiemen-Apparat von *Ellipsoglossa*, *Ranodon* und den zwei *Salamandrella*-Arten anbelangt (Fig. 66, 68), so stimmen sie beinahe vollkommen miteinander überein. Ueberall handelt es sich um einen eingliedrigen Hyoidbogen, unser Keratohyale *KeH*. Es ist dies eine an ihrem zur Labyrinthgegend auf gekrümmten Ende mässig verjüngte, nach vorn zu spindelförmig verbreiterte Knorpellamelle, welche einen äusseren gewulsteten und inneren, messerscharfen Rand besitzt. An ihrem Vorderende ist sie tief ausgeschnitten und die zwei Spitzen des Halbmondes ziehen sich bei *Ellipsoglossa* in zwei zierlich gekrümmte Hörner aus, wovon nur das laterale bei *Ranodon* und *Salamandrella* sich ähnlich verhält wie bei jener Art; das mediale ist kaum angedeutet. Das laterale Horn nun zieht sich zu einem langen Knorpelfaden aus, der im Kinnwinkel angelangt nach hinten umbiegt und sich unter Erzeugung einer regel-

mässigen Ser-Tour mit dem der andern Seite zweimal kreuzt (Fig. 66 o, o), um endlich an der Ventralseite des in zwei Hörner gegabelten Basibranchiale (*Bbr I<sup>a</sup>*) mit jenem zusammenzufließen. Der dadurch gebildete Knorpelbogen ist durch straffe Ligamente mit dem Basibranchiale verbunden. Dieser Zusammenfluss von beiden Seiten ist erst im späteren Leben des Thieres erworben und existirt noch nicht bei jungen Thieren, wo jeder Knorpelfaden für sich, wohl getrennt vom andern mit dem Zungenbeinkörper zusammenfließt.

Die 8-Form, welche die Knorpelfäden erzeugen, besteht nur in der Ruhelage und macht, sowie man die Zunge etwas erhebt, einer Parallel-Stellung Platz, wie ich sie bei *Ranodon* (Fig. 68) und *Salamandrella* immer getroffen habe. Jedenfalls handelt es sich um einen interessanten Mechanismus, der übrigens nur durch genaue Berücksichtigung der betreffenden Muskulatur ganz verstanden werden wird und dazu reichte die mir zugemessene Zeit nicht aus.

Das Basibranchiale ist eine hohe, seitlich comprimirt Knorpelplatte und zeigt bei *Ellipsoglossa* und *Ranodon* ein etwas verschiedenes Verhalten, indem es sich hier an seinem Vorderende in zwei viel stärkere, an ihrem lateralen Bezirk zierlich gegabelte Hörner (Fig. 68 *Bbr I<sup>a</sup>*) theilt, als dort, während andererseits der eigentliche Körper desselben ein geringeres Volum besitzt, und sich nicht in jene zwei starke Schenkel spaltet, womit das zweite Keratobranchiale von *Ellipsoglossa* (Fig. 66 *Bbr I*, *Kebr II*) continuirlich verwachsen ist.

Das Keratobranchiale I zeigt sich an seinem Hinterende verjüngt und verbreitert sich nach vorn zu einer starken Knorpelplatte, welche durch einen medialen Fortsatz in transverseller Richtung an der Ventralseite der Copula mit seinem Gegenstück so eng zusammenstößt, dass sich ohne Anfertigung von mikroskopischen Schnitten, die ich leider unterlassen habe, nicht entscheiden lässt, ob ein continuirlicher Uebergang beider Seitenhälften stattfindet oder nicht.

Während alle von mir bis jetzt geschilderten Theile des Kiemenapparates eine rein hyaline Structur besitzen, tritt plötzlich im Keratobranchiale II und wie ich gleich hinzufügen will, im Epibranchiale II eine starke, bei *Ranodon* (Fig. 68 *Kebr II*, *Epbr II*) viel stärker als bei *Ellipsoglossa* ausgeprägte Ossification auf.

Dies ist um so merkwürdiger, als in allen übrigen Fällen, wo es sich in dem Kiemenapparat der Salamandriden um einen Verknöcherungsprocess handelt, letzterer fast ausnahmslos nur den vor-

dersten Kiemenbogen und das Zungenbeinhorn betrifft. Ebenso können wir bei den zwei niedersten Tribus der Urodelen um so sicherer auf hyaline Elemente rechnen, je weiter wir in ihrem Bogensystem nach rückwärts gehen (vergl. Siren, Amphiuma etc.).

Ausdrücklich betonen möchte ich das bei den asiatischen Formen vorkommende Epibranchiale II<sup>1)</sup>, während uns von einem Epibranchiale I keine Spur erhalten ist. Diese Thatsache steht unter allen übrigen Salamandriden, von welchen keine mir bekannte Gattung ein Epibranchiale II besitzt, einzig da und weist auf eine niedrige Organisationsstufe dieser Thiere, d. h. auf eine nähere Verwandtschaft derselben mit den Phanero- und Cryptobranchiaten hin.

Der in obgenanntem Sinne geschilderte Kiemen-Apparat reiht sich, nach der Abbildung von RATHKE (l. c.) zu schliessen, an denjenigen von *Dicamptodon ensatus*, wo ebenfalls jene vom Vorderende des Keratohyale zum Basibranchiale laufende Knorpelspange zu existiren scheint, während von einem zweiten Epibranchiale nichts zu sehen ist.

Die Zunge der asiatischen Urodelen ist keiner grossen Beweglichkeit fähig, sie ist nur an ihren beiden Seiten frei und an der Unterfläche längs der Mittellinie festgewachsen. Ihre obere Fläche besitzt genau wie die Zunge der Amblystomen ein radiäres Falten-system und sieht aus wie die Unterseite gewisser Pilze.

Der Kiemenapparat der übrigen lechriodonten Salamandriden ist entweder ausschliesslich oder doch weitaus zum grössten Theile hyalin und darauf berechnet, beim Fassen der Beute die Zunge entweder weit zur Mundhöhle hinauszustossen (alle Spelerpes-Arten) oder da wo sie mit ihrem vorderen Rand im Kieferwinkel befestigt ist, wie z. B. bei *Plethodon*, *Desmognathus* u. A. wenigstens rasch umzuklappen.

Ich habe den bei *Spelerpes fuscus* hierbei in Frage kommenden interessanten Mechanismus aufs Genaueste früher schon (l. c.) erörtert und namentlich auch die Muskulatur mit berücksichtigt. Ich verweise deshalb darauf und will jetzt nur bemerken, dass ich ganz dasselbe Verhalten bei allen *Spelerpes*-Arten constatiren konnte; \* immer handelte es sich um die charakteristischen, eine enorme Länge besitzenden Epibranchialia I, welche seitlich den Nacken des Thieres umgreifen und mehr oder weniger weit auf den Rücken desselben

---

<sup>1)</sup> Dasselbe ist bei jungen Exemplaren noch hyalin und scheint überhaupt sehr spät zu verknöchern.

zu liegen kommen. Dabei ruhen sie in einem mit Fett und Lymphe erfüllten Hohlraum und sind von Ringmuskeln umwickelt, kurz sie verhalten sich ganz wie bei der italienischen Art. Bei dem nicht näher bestimmbar kleinen Spelerpes aus Mexico, von dem ich oben berichtet habe, überschreiten sie sogar die Suprascapula noch um eine beträchtliche Strecke (Fig. 87); dasselbe ist auch bei andern amerikanischen Spelerpes-Arten der Fall. Ungleich kürzer treffen wir sie bei *Plethodon* (Fig. 93), *Desmognathus* (Fig. 92), *Gyrinophilus* (Fig. 102) und *Anaides lugubris*.

Während wir nun bei vielen Spelerpes-Arten, z. B. bei *Spelerpes fuscus*, dem kleinen Mexicaner, *Desmognathus* und *Gyrinophilus* mit Ausnahme des stets verknöcherten Os thyreoideum keine Spuren von Kalksalzen im Hyalinknorpel aufzufinden vermögen, kommen solche bei andern vor und zwar entweder nur spurweise wie im Keratobranchiale I von *Plethodon* (Fig. 93 *Kebr I*) oder auch in etwas stärkerer Verbreitung wie im Basibranchiale desselben Thieres sowie in den unter der Rückenhaut liegenden langen Epibranchialia der verschiedensten amerikanischen Spelerpes-Arten.

Sehr grossen Schwankungen, sowohl nach Form, wie nach Grösse, unterliegen die sogenannten »kleinen Hörner« am Vorderende des Basibranchiale. Während sie bei *Spelerpes fuscus* ganz vermisst werden, treffen wir sie in minimaler Form und zugleich mit dem Basibranchiale innig verschmolzen bei der kleinen mexicanischen Art (Fig. 87 *KH*); frei abgegliedert und an ihrer Basis etwas verbreitert besitzt sie *Plethodon glutinosus* (Fig. 93 *KH*). Nach rückwärts gebogen sind sie bei *Desmognathus* (Fig. 92 *KH*) und *Anaides*, allwo sie sich übrigens viel stärker verbreitert und an ihren Enden keulig aufgetrieben zeigen.

Von ausnehmender Breite ist stets das zur Labyrinthgegend sich aufkrümmende Hyoidhorn (Keratohyale), was namentlich für *Plethodon* und *Gyrinophilus* aufrecht zu erhalten ist.

Bei allen den genannten Gattungen lechriodonter Urodelen steckt die Zunge in einer Scheide. Vergl. den Zungenmechanismus von *Spel. fuscus* (l. c.) und namentlich die Doppelhüllen des Basibranchiale, welche von Seiten der glatten und quergestreiften Muskulatur geliefert werden.

Eine merkwürdige Ausnahmestellung nimmt der Zungenbein-Kiemebogen-Apparat der Amblystomen ein. Auf Fig. 75 habe ich einen solchen von *Amblystoma punctatum* dargestellt. Nach aussen liegt das einen Knochenstreifen tragende, an seiner breitesten



Stelle wie abgeknickte Keratohyale; an seinem Hinterende ist es abgeschnitten (*KeH*). Das Basibranchiale (*Bbr I*) ist stark mit Kalksalzen incrustirt und besitzt ungefähr die Form eines Pokals mit lang ausgezogenem Fuss. Mit letzterem articulirt das ganz hyaline Kerotobanchiale II und dieses legt sich an das verknöcherte Epibranchiale I; das mit ihm verwachsene, breite Kerotobanchiale ist hyalin. Beide Kiemenbögen gleichen in ihrer äusseren Configuration denjenigen der Gattung *Salamandra*. Sehr eigenthümlich gestalten sich zwei Paare von kleinen Knorpelhörnern am Vorderende des Basibranchiale. Das hintere, einen Knochenkern einschliessende, articulirt mit der breitesten Stelle des letzteren. Jede Seitenhälfte geht dann nach auswärts vorwärts, gibt eine kleine Seitensprosse (*KH* \*) ab und läuft dorsalwärts durch das Fleisch der Zunge, um endlich wieder umzubiegen und mit der Knorpelspange der andern Seite zu einem ununterbrochenen Knorpelbogen (*Sp*) zusammenzufließen.

Das vordere Paar der kleinen Hörner (*KH*<sup>1</sup>) breitet sich, vom Vorderende des Basibranchiale I ausgehend, nach beiden Seiten flügelartig aus und wird durch Bindegewebe an den vom hinteren Paar gebildeten Knorpelbogen (*Sp*) angeheftet.

Wenn man mit diesen complicirten Formverhältnissen den auf Fig. 73 abgebildeten Kiemen-Apparat einer Amblystomen-Larve vergleicht, so geräth man in Erstaunen über die hochgradige Metamorphose, welcher diese Gebilde unterworfen sind. Die Veranlassung dazu ist jedenfalls in den äusseren Lebensbedingungen, im Kampf ums Dasein zu suchen, denn dass die die Zunge durchwachsende Knorpelspange zu dem Herausklappen des Organs in enger Beziehung stehen muss, ist von vorn herein klar. Worin besteht aber nun diese Beziehung? Wird der Zunge dadurch einfach eine festere Stütze oder auch eine elastische Kraft verliehen? Wer will das entscheiden?

Eine solche Ringbildung von Seiten der sogenannten kleinen Hörner war übrigens auch schon DUGÈS (Rech. sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens) bei den Tritonen bekannt. Man vergleiche damit auch die Abbildung von *Triton alpestris* in meiner oft citirten Arbeit. Es liegen hier wenn auch nicht dieselben, so doch ganz ähnliche Verhältnisse vor, über deren allmähliges Zustandekommen nur ein aufmerksames Studium der Entwicklungsgeschichte Aufschluss geben kann.

In Figur 89 und 91 gebe ich die Abbildung des Kiemen-Appa-

rates von *Triton viridescens* und *torosus*. Ersterer besitzt ein, letzterer zwei Paare von kleinen Zungenbeinhörnern. Man sieht, dass die in schwarzem Ton gehaltenen Kalksalze bei *Triton viridescens* (Fig. 89) eine viele grössere Verbreitung erfahren und dass bei beiden eine Verwachsung der hinteren Enden des Keratobranchiale I und II eintritt.

Schliesslich bemerke ich noch, dass *Chioglossa lusitanica* fast bis in's Einzelne mit dem von mir schon früher ausführlich geschilderten Verhalten von *Salamandrina* übereinstimmt: hier wie dort handelt es sich nur im Basibranchiale um Deposition von Kalksalzen, im Uebrigen bleibt Alles hyalin.

### Der Opercular-Apparat.

Sämmtliche Urodelen besitzen bekanntermassen an der dem Sacculus entsprechenden äusseren oder unteren Seite des Labyrinthes eine grosse ovale, oder rundlich ovale Oeffnung, welche in das Innere der genannten Höhle hineinführt. Es ist dies die Fenestra ovalis der Autoren und längst weiss man, dass dieselbe von einem deckelartigen Gebilde aus Knorpel- oder Knochensubstanz, oder auch aus beiden Elementen verschlossen wird. Letzteres wurde daher mit dem Namen Operculum oder Columella belegt und in functioneller, wie morphologischer Beziehung mit dem Stapes der höheren Wirbelthiere in eine Parallele gestellt. Was seine Genese anbelangt, so wurde dieselbe, wie es scheint, in der Ordnung der Urodelen bis dato nicht genauer studirt und so ist es beinahe traditionell geworden, die bei der ungleich besser studirten Entwicklungsgeschichte der Anuren über den Schallzuleitungsapparat gewonnenen Resultate ohne Weiteres auch auf die Urodelen auszudehnen. Darauf beruht die in die verschiedensten Abhandlungen und Lehrbücher übergegangene Behauptung: »das Operculum der Urodelen hat sich vom Hyoidbogen abgeschnürt.« Nach meinen Erfahrungen nun muss ich diesem Satz entschieden widersprechen. Ich habe zwar, wie ich noch einmal ausdrücklich erwähnen will, keine ausgedehnten Studien über die Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels im Allgemeinen angestellt, aber rücksichtlich des genannten Punctes kann ich mit voller Sicherheit behaupten, dass es mir in keinem Entwicklungsstadium von *Triton alpestris* und *Amblystoma* gelungen

ist, Beziehungen zwischen dem oberen Ende des Hyoidbogens und der Labyrinthwand in obgenanntem Sinne nachzuweisen. Was ich über die Entstehung des Operculum beobachtete, ist Folgendes: Kurz nach Verschmelzung der Parachordalelemente mit den Gehörblasen sieht man am äusseren Rand ihrer Unterfläche eine ringförmige Zone auftreten, welche bei genauerem Studium sich als eine circuläre Verdünnung der Knorpelwand herausstellt. Letztere schreitet immer weiter fort und schliesslich hat sich eine rundlich-ovale Knorpelscheibe aus der Labyrinthwand (Fig. 6 *Fov*, *Op*) herausgeschnürt, ein deutlicher Beweis, dass das Operculum der Urodelen ontogenetisch nicht vom Kiemen-Apparat, sondern von der Gehörkapsel selbst herzuleiten ist. Seine Verbindung mit den gleich zu besprechenden Bandmassen oder Knorpelspangen erfolgt erst secundär.

Wie ich nachträglich sehe, ist auch PARKER zu ganz ähnlichen Resultaten gelangt.

Was nun zunächst den Menobranchus betrifft, so habe ich auf Fig. 2 (*Op*) das mit einem deutlichen Stiel und auf seiner Unterfläche mit einer Knorpelplatte versehene Operculum dargestellt, die Bandmassen aber weggelassen, da dieselben schon von HUXLEY (l. c.) aufs Genaueste beschrieben und abgebildet worden sind. Es handelt sich dabei um ein starkes, vom Stapes zur Mitte des Hinterrandes vom Suspensorium sich erstreckendes Ligament »L. suspensorio-stapediale«. Derselbe Punct des Suspensorium ist mit der Stelle des Keratohyal durch ein Band verbunden, wo dessen oberes Drittel mit dem mittleren zusammenstösst. HUXLEY nennt dieses »L. hyo-suspensoriale«.

Endlich existirt noch ein Ligament, dass sich von dem genannten Puncte des Hyoidbogens zum Winkel des Unterkiefers erstreckt: das ist HUXLEY's »L. mandibulo-hyoideum« (Interopercular-Element der Teleostier).

Somit können wir nach dem Vorgange HASSE's (l. c.) am Schädel des Axolotl auch bei Menobranchus drei Abtheilungen an der Columella unterscheiden, eine hyaline, knöcherne und ligamentöse »pars interna, media, externa«. Ganz dasselbe gilt auch für Proteus, wo wir auf Fig. 19 die im Verhältniss zum Schädel sehr grosse Opercular-Platte (*Op*) mit dem Ligt. suspensorio-stapediale (*Prop*) deutlich wahrnehmen. Ebenso besitzt der Schädel ein starkes aber sehr kurzes und hier (im Gegensatz zu Menobranchus zur knorpeli-

gen Spitze des Keratohyale gehendes Ligt. hyo-suspensoriale (*Bd*) und endlich existirt auch noch ein Ligt. mandibulo-hyoideum (*Bd*).

Sehr verschieden davon zeigen sich die Verhältnisse bei *Siren lacertina*, wo sich keine Spur von Knochensubstanz in der Columella findet; letztere wird vielmehr nur durch einen hyalinen mützenförmigen Knorpel (Fig. 12 *Op*) dargestellt, welcher auf einem kuppförmig aus der Pars cartilaginea des Labyrinths vorspringenden Postament aufsitzt. Seine Richtung geht nicht wie bei den andern Phanerobranchiaten und den meisten übrigen Urodelen nach vorn, sondern nach aussen und hinten. Von einem zwischen der an ihrer Oberfläche wie glatt polirten Columella und dem Suspensorium ausgespannten Band kann man bei *Siren lacertina* nicht reden, wohl aber trifft man eine starke Bindegewebsmembran, welche in dem Rahmen zwischen dem Hinterrand des Suspensorium, dem Oberrand des knorpeligen Theiles vom Hyoid und der Aussenfläche des Labyrinths vorhangartig ausgespannt ist. Vergl. die Abbildung 15, um wenigstens die Grenzen der genannten Membran, welche letztere selbst sammt der Columella ausgeschnitten ist, nach der Beschreibung abstecken zu können.

Ein eigentliches Band, in Form eines fibrösen Stranges, sehe ich von der Stelle des Zusammenstosses der Pars ossea und cartilaginea des Keratohyale zu dem schon früher beschriebenen hinteren Fortsatz des Quadratknorpels (Fig. 11, 12, 15 *HF*) sich erstrecken. Es entspricht dem Ligt. hyo-suspensoriale von *Menobranchus*.

Auch bei *Amphiuma* existirt keine ligamentöse Vereinigung zwischen Suspensorium und Columella; sie ist hier dadurch unnöthig geworden, dass das cartilaginöse Operculum (Fig. 9 *Op*) zu einem kurzen ebenfalls knorpeligen Stiel auswächst (*Prop*), welcher sich an die benachbarte Innenfläche des Suspensorium (*Qu*) anstemmt und sich innig mit ihr verlöthet. Ein Ligamentum hyo-suspensoriale (Fig. 17 *B*<sup>1</sup>) ist vorhanden.

Sehr leicht sind die betreffenden Verhältnisse bei *Menopoma* darstellbar. Auch hier (Fig. 23 — 25) handelt es sich um kein eigentliches Suspensorio-stapediales Ligament, indem sich von der spitz kegelförmigen, gut ossificirten Columella (*Op*) eine bogig gekrümmte Knorpelspange (*Prop*) in dem Winkel ausspannt, den die hintere Circumferenz des Suspensorium mit der äusseren Labyrinthwand erzeugt. Jene Knorpelspange schiebt sich auf die Dorsalseite des Quadratknorpels und verbindet sich dort mittelst kurzer, starker Bindegewebsfasern an der Unterfläche des Squamosum. Alles dies



liegt erst vollkommen klar, wenn man das gerade an dieser Stelle stark ausgedehnte und deshalb den Einblick störende Ligt. hyo-suspensoriale (Fig. 23 *B*<sup>1</sup>) entfernt oder so wie es auf der Abbildung dargestellt ist, mit der Scheere an seinem oberen Rand theilweise abgetragen hat. Erwähnenswerth ist noch das ausserordentlich starke Ligt. mandibulo-hyoideum (*B*).

Was den Axolotl anbelangt, so hat HASSE (l. c.), wie oben bemerkt, hieüber sehr schöne Untersuchungen angestellt, auf die ich hiermit verweise. Während die ganz junge Larve (Fig. 6 *Op*) einen nur undeutlich vom Petrosum abgeschnürten hutförmigen Deckel auf der Fenestra ovalis sitzen hat, sehen wir denselben beim erwachsenen Thier gut ossificirt und zugleich mit einem deutlicheren Stiel versehen (Fig. 31, 44 *Op*). Daran befestigt sich das zum Suspensorium ziehende Ligament (*Prop*).

Bei *Amblystoma punctatum* sehe ich die Columella (Fig. 77 *Op*) unverknöchert.

Ganz ähnlich wie bei *Amphiuma* gestalten sich die Verhältnisse bei *Ellipsoglossa*, *Ranodon* und den beiden *Salmandrella*-Arten (Fig. 64, 65, 69, 70). Die Columella ist hier auffallend gross und zu einem hohen Knochenkegel (*Op*) ausgewachsen. Letzterer ist wie überall an seiner dem Sacculus zuschauenden basalen Fläche mit Knorpel überzogen und deckt die unterliegende Pars cartilaginea ossis petrosi entweder nahezu vollständig (*Ranodon*) oder lässt neben sich noch eine grosse Fläche derselben frei zu Tage treten (*Ellipsoglossa*). Nun ist die bei *Amphiuma* und überhaupt bei den *Cryptobranchiaten* schon angebahnte Verschiebung des Suspensorial-Apparates in die transverselle Richtung bei diesen Thieren noch weiter gediehen, so dass eine ligamentöse Verbindung zwischen jenem und der Columella ebenso unnöthig, oder noch unnöthiger erscheint als dort. Demgemäss ist auch von keinem Band mehr die Rede, sondern das äussere Ende der Columella lehnt sich in voller Breite an einen von der hinteren Circumferenz des Quadratkorpels ausspringenden Fortsatz (*Prop*) und verschmilzt mit demselben ohne jegliche Intervention von Bindegewebe.

Dass auch ein Ligamentum hyo-suspensoriale besteht, habe ich schon oben erwähnt, will aber hier noch hinzufügen, dass dasselbe von der Spitze des hoch heraufgekrümmten Keratohyale entspringt, um wenige Millimeter nach seiner Entstehung in den namentlich bei *Ellipsoglossa* sehr langen Knorpelfaden an der Hinterfläche des Quadratum überzugehen. Ob im Larvenzustand vielleicht

eine continuirliche Knorpelverbindung zwischen Keratohyale und Quadratum besteht kann ich nicht entscheiden, es scheint mir aber nicht unmöglich.

Endlich noch ein Wort über die Columella von Salamandra (Fig. 72 *Op*). Sie ist hier zeitlebens knorpelig und ruht, durch Bindegewebe aufgehängt, in dem von zwei dicken, wulstigen Lippen eingefassten Foramen ovale. Diese Lippen nun ziehen sich nach vorn und aussen in einen dünnen Knorpelstiel (*Prop*) aus und dieser hängt mit der Cartilago quadrata zusammen — eine merkwürdige Variation der oben geschilderten Verhältnisse.

Es gilt ein für allemal als Regel, dass der Facialis bei allen Urodelen ohne Ausnahme seinen Weg über die suspensorio-stapediale Verbindung nach aussen nimmt, mag nun letztere aus fibrösem Gewebe oder aus Knorpel bestehen. (Vergl. Fig. 24 *Fac*.)

---

## Allgemeiner Theil.

### Uebersichtliche Zusammenfassung und weitere Betrachtungen.

An der Hand der oben mitgetheilten, fast auf alle Gattungen der geschwänzten Amphibien sich erstreckenden Untersuchungen lässt sich ein Ueberblick über den dem Kopfskelet resp. dessen drei Hauptbezirken, des petroso-occipitalen, des orbitalen und des naso-ethmoidalen derselben zu Grunde liegenden Organisationsplan gewinnen. Letzterer stellt sich in seinen Hauptzügen als ein einheitlicher heraus und fordert deshalb zu dem Versuche auf, durch logische Verknüpfung der gefundenen Thatsachen die einzelnen Schädelformen in gesetzmässiger Reihenfolge auseinander zu entwickeln. Es wird diese Aufgabe ihre Lösung finden, nachdem wir zuvor einen topographischen Ueberblick über die einzelnen Regionen des Schädels gewonnen und ihre einzelnen Componenten auf ihre morphologische Bedeutung hin näher geprüft haben werden.

Ausgehend von der Regio petroso-occipitalis der Phanero- und Cryptobranchiaten finden wir hier den Primordialschädel in grösster Ausdehnung erhalten. Die in Betracht kommenden Ossificationszonen sind in eine vordere prootische und eine hintere opisthotische deutlich geschieden. In letzterer haben wir zugleich das

Occipitale laterale zu erblicken. Ihre Beziehungen zu der Trigemini- und Vagus-Gruppe sollen später deutlich gemacht werden, für jetzt nur so viel, dass zwischen diesen beiden Nerven die Labyrinthkapsel eingeschoben liegt. Die Verknöcherung ist perichondrostotischer Natur, worunter und zwischen welcher sich die Gehörkapseln grösstentheils in knorpeligem Zustand erhalten zeigen. Sie liegen als solche zum grossen Theil unmittelbar unter den betreffenden Muskeln und dem äusseren Integument und besitzen an dem hyalinen Theil ihrer Aussenfläche eine die Fenestra ovalis verschliessende knorpelige oder knöcherne Columella. Beide Labyrinthblasen stehen durch eine mehr oder weniger breite Knorpelplatte sowohl basal- als dorsalwärts in Verbindung. Ich will diese beiden Commissuren mit dem Namen basi- und supraoccipitale Knorpelplatte belegen und will noch bemerken, dass die obere überdies durch die beiden zusammenstossenden Labyrinthknochen gedeckt sein kann. Knöcherne Bogengänge sind nirgends vorhanden. Bezüglich des Besitzes zweier Articulationsflächen für das Quadratum an der Regio prootica macht nur *Menopoma* eine Ausnahme.

Bei *Proteus* haben die beiden Ossificationszonen an Ausdehnung gewonnen und der sie noch trennende Knorpelgürtel ist dem entsprechend bedeutend reducirt. An dieses Verhalten schliessen sich die asiatischen Formen der lechriodonten Salamandriden an, während alle übrigen Gattungen dieses Tribus ein vollkommen geschlossenes gut ossificirtes Labyrinth besitzen, an dessen Aussen- oder Unterfläche man ebenfalls eine Columella unterscheiden kann. Die basi- und supraoccipitalen Knorpelplatten sind bei den lechriodonten Salamandriden noch in grösster Ausdehnung vorhanden, bei den mecoodonten mit Ausnahme von *Salamandra* stark reducirt, aber nie ganz fehlend. Die prootische Gegend springt stets deutlich hervor und trägt wie bei den niedersten Urodelen-Formen zwei Gelenkflächen für das Suspensorium. Fast ausnahmslos finden sich stark vorspringende, knöcherne Bogengänge, die bei *Batrachoseps*, *Salamandra* und *Salamandrina* ihre Maximal-Entwicklung erfahren. In seltenen Fällen kann zwischen Regio prootica und dem Parasph. eine Synostose eintreten (*Desmognathus* und *Salamandrina*, *Dicamptodon*?).

Bei vielen kommt es auf der Oberfläche der knöchernen Labyrinthkapsel zur Entwicklung von starken Leisten und Höckern, von welchen die Kaumuskeln entspringen.

Je mehr wir von den niederen Urodelen nach oben gehen, desto mehr begegnen wir einem Bestreben der dorsalen Labyrinth-

fläche, sich von den benachbarten Deckknochen d. h. von den Parietalia und dem Spuamosum frei zu machen und eine Lage direct unter der Kopfhaut zu gewinnen. Zugleich rundet sich die Regio opisthotica, welche bei den Phanerobranchiaten spitz vorspringt und den am weitesten nach hinten liegenden Schädelbezirk bildet, immer mehr ab. Menopoma, lechriodonte Salamandriden, und erst bei den Tritonen finden sich wieder Anklänge an die niedersten Urodelen. Nach unten ruhen die Gehörkapseln auf dem breiten Parasphenoid, welches bei den Phanerobranchiaten nach vorn bis zur Praemaxille sich erstreckt und somit nicht allein den Boden des Cavum cranii bildet, sondern auch die Regio nasalis mit constituiren hilft. Dieser Knochen zeigt bei den zwei niedersten Tribus sowie auch bei den lechriodonten Urodelen kaum Andeutungen einer Grube für den Hirnanhang, während eine solche allen Tritonen ohne Ausnahme zuzukommen scheint.

In der Labyrinthgegend wird das Schädelrohr von oben her durch die Scheitelbeine geschlossen, zwei breite platte Knochen, welche um so mehr an Ausdehnung verlieren je weiter wir uns in der Urodelenreihe nach oben gehend, von den Phanerobranchiaten entfernen. Was nun diese Knochen an Umfang verlieren, wird durch die immer mehr zur Entfaltung kommenden Frontalia wieder hereingebracht.

Zwei Fortsätze der Parietalia sind es, die unser Interesse im allerhöchsten Maasse in Anspruch nehmen, nämlich der am Aufbau der äusseren Schädelwand sich betheiligende Processus orbitalis und der den lateralen Rand des Os frontale flankirende, an der oberen Circumferenz der Augenhöhle gelegene Processus externus. Was zunächst den letzteren anbelangt, so begegnen wir ihm in grösster Ausdehnung bei Siren und Menobranchus; schon etwas schwächer wird er bei Proteus und den Cryptobranchiaten getroffen. Noch mehr zurückgebildet ist er bei den niedersten Formen der lechriodonten Salamandriden und bei allen übrigen Arten dieser Tribus scheint er nur noch im Larvenstadium (vergl. den Axolotl) zur Entwicklung zu gelangen, um dann weiterhin zu verschwinden. Spuren davon finden sich auch noch bei ausgewachsenen Exemplaren von Batrachoseps und Salamandra. Im Gegensatz dazu vererbt sich der orbitale Fortsatz des Scheitelbeins und, wie ich gleich hinzufügen kann, des Stirnbeins durch die ganze Reihe der Molche fort bis hinauf zu den Tritonen und zu Salamandrina. Dabei ist die merkwürdige Thatsache zu constatiren, dass die kräftigste Entwicklung desselben gerade bei den beiden äussersten Gliedern der Formenkette getroffen wird, also



bei den Phanerobranchiaten einer- und den Tritonen und Salamandrina andererseits. Die dazwischen liegenden Gattungen der lechriodonten Salamandriden besitzen diese Bildung entweder gar nicht oder doch nur in kaum nennenswerthen Spuren. Bei weitem die kräftigste Entfaltung derselben treffen wir bei Menobranchus, wo die betreffende Knochenplatte bis herab zum Parasphenoid sich erstreckt und somit eine Duplicatur für den hier ganz hyalinen Trabekel bildet.

Daraus folgt, dass bei diesem Molch fast das ganze Schädelrohr einzig und allein von Deckknochen gebildet wird und zwar unten vom Parasphenoid, oben und seitlich vom Parietale: weiter nach vorn tritt auch noch das Frontale in die Bildung des Daches ein und in der Nähe des Foramen olfactorium wird das Schädelcavum allseitig nur noch von den ganz absonderlich gestalteten Vorderenden der Stirnbeine umschlossen. Dahin gehört auch das Verhalten von Amphiuma, wo sich am Aufbau der seitlichen Schädelwand ausser den oben bezeichneten Deckknochen auch noch das Vomero-palatinum theiligt; jedoch auch bei diesem Thier existirt eine Stelle, wo das Cavum cranii einzig und allein von den Stirnbeinen gebildet wird.

Abgesehen davon ist das Frontale schon deshalb einer der allerinteressantesten Schädeltheile, weil von den niedersten Formen herauf an seinem Vorderende das Bestreben zu beobachten ist, für jenen Knochen vicarirend einzutreten, den man in der höheren Wirbelthierwelt mit Os ethmoideum bezeichnet. Ich will damit nicht sagen, dass sich für letzteren im Urodelenschädel kein Homologon finde, aber es ist doch immer im Auge zu behalten, dass er häufig kaum angedeutet oder rückgebildet, oder auch ganz verschwunden ist.

Bleiben wir hierbei einen Augenblick stehen und constatiren, dass bei Menobranchus und Proteus in der Nähe der Schnauzenspitze ein Zusammenfluss der beiden Trabekel zu der von mir so genannten unpaaren, ethmoidalen Trabekularplatte erfolgt. Letztere, die bei den genannten Molchen eine sehr depresso, kuchenartige Configuration zeigt, hat sich bei Siren erhoben und zugleich weiter vom Vorderende des Schädels zurückgezogen. Durch letzteren Umstand findet gegenüber von den andern Phanerobranchiaten eine bedeutende Verkürzung der Schädelhöhle statt. Zugleich ist hier eine ausgedehnte Ossification der seitlichen Schädelbalken ein-

getreten und letztere stossen nach vorn zu in der Mittellinie bis auf einen kleinen Zwischenknorpel zusammen, so dass bei Siren nicht viel zur Herstellung einer Lamina cribrosa ossea fehlt. An der Stelle der Convergenz beider Trabekel bricht nämlich der Olfactorius durch letztere hindurch in die Nasenhöhle, ein Verhalten, das wir bei Menopoma und Cryptobranchus, sowie bei der Gattung Ranodon, Spelerpes, Salamandra und Chioglossa wiederkehren sehen und das uns auch bei den verschiedensten Amblystomen-Larven (Axolotl) entgegentritt.

Bei andern Salamandriden stellt sich die Sache etwas anders. Wenn sich auch hier die beiden Schädelbalken in der Mittellinie vereinigen, so geschieht dies nur in Form einer niederen ethmoidalen Trabekularplatte, welche basalwärts zwischen beiden Nasenhöhlen liegend nach oben zu einem Nasen-Septum auswächst, das niemals eine Dicke erreicht, wie sie nöthig wäre, um das Cavum cranii vom Cavum nasale so abzuschliessen, wie dies bei den obgenannten Urodelen der Fall ist. Ich habe dies fälschlicherweise früher so aufgefasst, was auch von BORN (l. c.) neulich mit Recht gerügt worden ist.

Jetzt kann ich es mit voller Sicherheit aussprechen, dass der vordere Schädelabschluss bei vielen Molchen (Tritonen, Salamandrella, Plethodon, manche Spelerpes-Arten, Desmognathus, Anaides [?]) durch eine Bindegewebsmembran und nicht durch Hyalinknorpel zu Stande kommt. Auch BORN hat dies für die Tritonen ausdrücklich hervorgehoben.

Obgleich nun bei Menobranchus und Proteus, wie oben bemerkt, ebenfalls nur eine sehr dünne ethmoidale Trabekularplatte existirt, so findet hier doch das Schädelcavum keinen membranösen Abschluss, sondern die Frontalia treten durch eine merkwürdige Configuration ihrer Vorderenden dafür ein und sie selbst sind es, durch welche der Riechnerv in das Cavum nasale gelangt. Somit begegnen wir hier zum erstenmal dem Bestreben des Frontale, sich am Abschluss des Cavum cranii nach vorn zu betheiligen, ein Verhalten, das uns in sehr merkwürdiger und einzig dastehender Art und Weise bei Amphiuma wieder entgegentritt. Hier erzeugt nämlich jedes Stirnbein an seinem Vorderende eine bis zur Schädelbasis reichende und mit derjenigen der andern Seite eng zusammenstossende Knochenzwinde, durch welche der Riechnerv in die Nasenhöhle gelangt. Dass sich derselbe Knochen auch am Aufbau

des hintersten Abschnittes vom Septum nasale betheiligt, habe ich früher zur Genüge dargethan.

Eine auch bei den höheren und höchsten Gattungen der Urodelen wieder auftretende Beziehung der Frontalia zum Vomero-palatinum<sup>1)</sup> konnten wir bei *Menopoma* notiren. Beide stehen hier durch senkrecht auf- resp. absteigende Fortsätze in directer Berührung, was am meisten an den amerikanischen *Triton viridescens* und *Salam. persp.* erinnert, wobei aber zu bemerken ist, dass bei letzterem Thier ausserdem noch ein Paar Hakenfortsätze vorkommt, welche sich bis zur Oberfläche des Parasphenoids nach abwärts krümmen und so einen vollkommen knöchernen Schädelabschluss nach vorn erzeugen. Dieses Verhalten tritt nicht plötzlich und unvorbereitet zu Tage, was uns ein Blick auf die von mir so genannte *Crista ethmoidalis* an der Unterfläche der Frontalia beweist. Wir begegneten ihr zum erstenmal bei *Menopoma*, von wo aus sie sich durch die ganze Reihe der Salamandriden bald unter stärkerer bald unter schwächerer Ausprägung fortvererbt, bis sie endlich bei den Tritonen jene Stärke der Entwicklung zeigt, welche zu *Salamandrina* hinüberführt. Das Foramen olfactorium ist bei diesem Molch oben und einwärts begrenzt vom Frontale, unten vom Vomero-palatinum, und aussen vom Trabekel.

Aus alle dem geht hervor, dass das Frontale eine gewaltige Rolle im Aufbau des Schädels spielt, und dass es unter den allerverschiedensten Modificationen seines vorderen Endes einerseits das Cavum cranii zum Abschluss zu bringen, andererseits sich am Aufbau einer Art von *Lamina cribrosa* zu betheiligen resp. dieselbe einzig und allein durch seine eigene Masse darzustellen vermag.

Das soeben betonte, allmälige Zustandekommen des vorderen Schädelabschlusses bei *Salamandrina* bringt mich noch auf einen andern Punct, woraus man ebenfalls aufs Deutlichste erkennt, wie der Entwicklungsgang der Thierformen ein sehr allmäliger, oft mit den unscheinbarsten Aenderungen beginnender ist. Ich meine das Auftreten jenes Bogens zwischen dem *Os frontale* und dem *squamosum* bei den höchsten Formen der Urodelen. Schon in meiner Arbeit über *Salamandrina* habe ich darauf hingewiesen, damals aber wusste ich noch nicht, dass die ersten Anfänge schon bei den lechriodonten Salamandriden vorliegen und zwar in Form jener kleinen

---

<sup>1)</sup> O. HERTWIG spricht *Menopoma* und *Plethodon* kein Vomero-palatinum, sondern nur einen Vomer zu.

am hintersten Ende des Aussenrandes vom Frontale vorragenden Knochenspitze (Desmognathus).

Nicht geringes Interesse erregt der allmälige, durch immer stärkere Betheiligung von Seiten der Knochen des Vorderkopfes sich manifestirende Aufbau der Nasenhöhle.

Ausgehend von Menobranchus und Proteus fanden wir hier die Riechsäcke in knorpelig-häutigem Zustand unmittelbar unter dem äusseren Integument gelagert und nicht bedeckt von einem Os nasale, maxillare und praefrontale (lacrimale), welche Knochen bei diesen Molchen noch gar nicht zur Entwicklung kommen. Bemerkenswerth ist die Lage des Riechorgans seitlich vom vordersten Abschnitte des Schädelrohres, was an das Verhalten gewisser Selachier erinnert: dieses tritt bei Siren lacertina schon etwas in den Hintergrund, indem sich die Knorpelblasen, welche auch hier noch von keinen Deckknochen überlagert werden, mehr vor das Cavum cranii hingeschoben haben. Noch mehr ist dies der Fall bei den Cryptobranchiaten, bei welchen schon ganz dieselbe Zahl der Deckknochen, wie bei den höchsten Urodelen als äusseres Schutzmittel der Riechhöhlen in Frage kommt. Am vollständigsten liegen letztere bei Amphiuma von den Knochentafeln bedeckt, während ihr Knorpelgerüst bei Menopoma und Cryptobranchus noch grösstentheils frei zu Tage tritt. Es erinnert dies an die Larven (Axolotl) der Salamandriden, von welchen manche auch im erwachsenen Zustande noch ein ähnliches Verhalten zeigen (Ranodon, Salamandrella u. A.).

Das bei der Nasenkapsel in Frage kommende Knorpelgerüst geht, wie ich schon im entwicklungsgeschichtlichen Theil dieser Arbeit hervorgehoben habe, von den Trabekeln aus, ist als eine Wucherung derselben zu betrachten. Der Verband mit den letzteren wird entweder vollkommen gelöst (Menobranchus, Proteus) oder er bleibt das ganze Leben bestehen (alle übrigen Urodelen). Während wir nun im fötalen Alter (Axolotl) fast die ganze Nasenhöhle von Hyalinknorpel ausgekleidet sehen, betheilt sich im erwachsenen Zustand an ihrem Aufbau eine grosse Menge von Bindegewebe, welches namentlich am Boden derselben eine bedeutende Ausdehnung gewinnt. Doch findet es sich auch am Dache und an andern Stellen, wie dies von BORN vom Triton cristatus in sehr anschaulicher Weise beschrieben und abgebildet worden ist. Schon bei den Cryptobranchiaten (Amphiuma) begegnen wir einer sehr spärlichen Entwicklung des Knorpelgerüsts, was sehr auffällig ist, wenn man



die im übrigen Organisationsplan sich ausprägende niedere Stufe des Thieres in Erwägung zieht.

Am Nasengerüst der verschiedensten Urodelen finden sich Fortsätze, welche theils im vordersten, theils im hintersten Bezirke desselben ihren Ursprung nehmen, und einerseits zur Stütze des Zwischenkiefers dienen, andererseits in der medianwärts gehöhlten Maxilla superior eingelagert sind.

Eine von den niedersten bis zu den höchsten Typen sich fortvererbende Bildung ist der vom Trabekel entspringende Gaumen- oder Antorbitalfortsatz. Derselbe steht entweder vom Schädel ab oder fließt mit der Nasenkapsel continuirlich zusammen; stets aber umschliesst er die Choane von unten her.

Auffallend bleibt, dass er gerade bei einer so niederen Form wie *Menobranchus* sich von seinem Mutterboden losgerissen hat und nur durch eine Bindegewebslage damit verbunden bleibt. Bei *Siren* zeigt er sich zum grossen Theil stark verknöchert und ist vom *Cavum cranii* her ausgehöhlt.

Interessant ist das Auftreten einer gut ausgebildeten Nasenmuschel bei *Plethodon* und manchen *Spelerpes*-Arten. Dahin gehört vielleicht auch der von BORN beschriebene Wulst an der Aussenwand des *Cavum nasale* der Tritonen (?).

Eine ausserordentliche Mannigfaltigkeit tritt uns im Aufbau jenes Knochen- oder Knorpelgerüstes resp. jenes Raumes entgegen, den BORN mit dem passenden Namen »Internasal-Raum« belegt hat.

Bei *Menobranchus* und *Proteus* liegen in dieser Beziehung ganz eigenthümliche Verhältnisse vor, an welche sich diejenigen der übrigen Urodelen nicht so ohne Weiteres anzureihen scheinen. Es handelt sich hier nicht um eine eigentliche Nasenscheidewand, sondern der ganze Vorderkopf ist es, welcher sich zwischen beide Nasenblasen einschiebt.

Es hat dies auf den ersten Blick etwas sehr Auffallendes, jedoch verlieren die beiden Thiere viel von ihrer Ausnahmestellung, wenn man in Erwägung zieht, welches die den Vorderkopf zusammensetzenden Schädelelemente sind. Es kommt nämlich hierbei in Betracht: die ethmoidale Trabekular-Platte, der Zwischenkiefer, die Stirnbeine und die Pflugschaar, also genau dieselben Knochen, welche sich bei allen Urodelen ohne Ausnahme am Aufbau der *Regio internasalis* betheiligen.

Ja die Uebereinstimmung tritt noch klarer hervor, wenn man vollends an einer bestimmten Stelle, nämlich auswärts von der

ethmoidalen Trabekular-Platte einen Zusammenstoss zwischen Frontale und Vomer constatiren kann. Auch auf jene zwischen den aufsteigenden Schenkeln der Praemaxille und der Dorsalfläche des Vomer liegende, dicht verfilzte Bindegewebsmasse möchte ich die Aufmerksamkeit lenken, da sie sich an jenem Punkte des Schädels befindet, wo uns bei allen Salamandriden ohne Ausnahme ein Hohlraum entgegentritt, in dem die von mir so genannte Intermaxillar-Drüse (»Kieferdrüse«: LEYDIG) ihre Lage hat. Hiervon konnte ich weder bei irgend einem Phanero- noch Chryptobranchiaten etwas entdecken und will, weil ich dieses Organ aus verschiedenen Gründen für sehr wichtig erachte, später noch einmal ausführlicher darauf zurückkommen.

Was *Siren lacertina* anbelangt, so ist, wie ich früher schon bemerkt habe, die Regio nasalis ebenfalls sehr von Knochen entblösst, und wo solche vorkommen, sind sie sowohl auf der Dorsal- als Ventralseite gegen die Mittellinie gerückt. Auf der ersteren liegen die zwei von der Schnauze kommenden schmalen Knochenlamellen, wovon ich die eine für das Praemaxillare erklärt habe. Beide liegen nach rückwärts in einer Furche des Frontale eingefalzt. An der Ventralseite erscheint der spitze Schnabel des Parasphenoids und unter diesem der Vomer.

Zwischen die letztgenannten Knochen und diejenigen der Dorsalfläche schiebt sich nun die einen massiven Knorpelzapfen repräsentirende ethmoidale Trabekularlamelle ein und trennt beide Knochenlagen vollkommen von einander, so dass man hier nicht von einem Zusammenstoss des Stirnbeines und der Pflugschaar reden kann. Kurz, man hat hier ein vollständig hyalines, aus dem Zusammenfluss beider Schädelbalken gebildetes Septum nasale vor sich. Da sich letzteres bis nach vorn zum Alveolarfortsatz des Zwischenkiefers erstreckt, so ist der Raum für eine Intermaxillar-Drüse nicht einmal andeutungsweise vorhanden.

Eine ähnliche, aus der ethmoidalen Trabekularplatte gebildete Nasenscheidewand ist auch bei *Menopoma* und wahrscheinlich auch bei *Cryptobranchus* vorhanden. Sie reicht aber hier nur bis zur Hälfte der beiden Nasenhöhlen nach vorn und wird von da bis zum Zahnrand durch ein derbes Knochenlager fortgesetzt, welches zum grössten Theil von Seiten des Vomero-palatinum und des Stirnbeins, zum kleineren von dem Zwischenkiefer und dem Nasale gebildet wird.

Die von diesen Knochen ausgehenden Fortsätze stehen alle in

gegenseitiger Berührung und liefern, wie oben bemerkt einen vollkommenen, keilförmigen Ausguss des Raumes, wo man bei den Salamandriden jene Drüse anzutreffen gewöhnt ist.

Bei letzteren handelt es sich um ein Internasal-Cavum, das oben und vorn von den aufsteigenden Theilen des Zwischenkiefers, unten theils von den Vomero-palatin-Platten theils von der zwischen den letzteren ausgespannten Mundschleimhaut, und seitlich von der medialen Circumferenz der knorpelig-häutigen Nasenkapseln begrenzt wird.

In der eben geschilderten Weise verhält es sich bei vielen lechriodonten Salamandriden. Bei andern kommen absteigende- und Gaumenfortsätze des Zwischenkiefers bei der Umschliessung der Intermaxillar-Höhle in Betracht (*Gyrinophilus*, *Desmognathus* u. A.), oder kommt es gar zu einer synostotischen Vereinigung der beiden absteigenden Fortsätze der Praemaxille, ein Verhalten, an das sich *Amphiuma* anschliesst. Endlich spielt auch hier der rechts und links von der Medianebene sich erhebende Kamm des Vomero-palatinum eine sehr wesentliche Rolle bei der Bildung des Internasal-Raumes, ja er kann sogar auf eine gewisse Strecke ganz allein für sich, ohne Dazwischenkunft eines andern Knochens die Seitenwand desselben zu Stande bringen. Bei *Gyrinophilus* und namentlich deutlich bei *Desmognathus* kommt es zu einem Zusammenstoss zwischen ihm und den absteigenden Fortsätzen des Zwischenkiefers, wie wir dies auch bei den Tritonen und *Salamandrina* wieder beobachten. Ebenso ist beiden gemeinsam eine das Cavum nasale und internasale verbindende Oeffnung für den Durchtritt des Schnauzenastes vom *Trigeminus*.

Die *Glandula intermaxillaris* wird übrigens nur bei *Salamandrina* persp. ganz von Knochen umspannt<sup>1)</sup>, während sie bei allen den von mir untersuchten Tritonen in ihrem hintersten Bezirk sowohl rückwärts als seitlich nur durch Bindegewebe oder Knorpel gegen das Cavum cranii und die Nasenhöhlen abgesperrt wird.

Eine viel ausgedehntere Verbreitung des Bindegewebes habe ich im Internasal-Raum der *Plethodonten* nachgewiesen.

Aus dem Vorstehenden dürfte deutlich zu ersehen sein, dass bei allen drei Tribus der Urodelen ein knorpeliges (*Siren*, *Axolotl*, die verschiedensten lechriodonten Salamandriden) oder auch ein theils

<sup>1)</sup> Der hinterste Theil des Bodens besitzt in Form der ethmoidalen Trabekular-Platte noch eine hyaline Duplicatur.

aus Knochen, theils aus Knorpel zusammengesetztes Septum nasale besteht (*Amphiuma*, *Menopoma*, *Desmognathus*, *Batrachoseps*), ohne dass man einfach von einem Internasalraum, wie BORN meint, sprechen darf.

Letzterer Forscher spricht, gestützt auf die von ihm durch das Stadium der Gattung *Salamandra* und *Triton* gewonnenen Resultate die Ueberzeugung aus, der häutige Abschluss des Schädelrohres gegen die *Regio naso-ethmoidalis* sei wohl das ursprüngliche Verhalten und der bei *Salamandra* und den Anuren auftretende Internasalknorpel erweise sich, da er erst spät in der Entwicklungsgeschichte sich herausbilde, als ein erworbener Zustand der Urodelen. Er fusst dabei, die Praefrontal-Lücke der Plagiostomen zum Vergleiche herbeiziehend, auf dem biogenetischen Grundgesetz.

Ich glaube kaum, dass BORN, wenn er seine Studien auch auf die niederen und niedersten Formen der Urodelen ausgedehnt hätte, sich zu dieser Auffassung würde hingeneigt haben. Dass der hier bei *Siren*, *Menopoma*, den *Amblystomen*-Larven und bei *Ranodon* allgemein durch Conerescenz der Trabekel zu Stande gebrachte vordere Schädelabschluss, bei den Tritonen und bei *Salamandrina* sich ontogenetisch nicht mehr repetirt, kann nicht befremden wenn man in Erwägung zieht, dass diese Thiere die letzten und zugleich höchst entwickelten Endglieder der ganzen Urodelen-Reihe darstellen.

Was die Larven von *Salamandra atra* und *maculata* anbelangt, welche mir fast aus allen Entwicklungsstadien zur Verfügung standen, so konnte ich bereits bei 28 Mm. langen Exemplaren eine *Lamina cribrosa cartilaginea* constatiren. Bei 25 Mm. langen Thieren ist BORN dieser Nachweis nicht gelungen und ich selbst kann hierüber Nichts aussagen, da ich meine Untersuchungen auf keine jüngeren Stadien auszudehnen Veranlassung fand. Genügte mir doch die That- sache, dass ein knorpeliger, durch die Conerescenz der Schädelbal- ken erzeugter Abschluss des Cavum cranii, wenn auch nicht in der allerersten Jugendzeit, so doch immerhin früh genug zu Stande kommt, um die leicht sich ergebenden Schlüsse über die Parallele von Phylo- und Ontogenese ziehen zu können.

Auf die Vergleichung mit dem Selachier- und Dipnoerschädel komme ich später zu sprechen.

Es erübrigt noch, auf die Oeffnungen und die Drüsenorgane der *Regio nasalis* einen Bick zu werfen.

Was die ersteren anbelangt, so ist vor allem an dem am wei-



testen zurückliegenden Theil der Nasenkapsel die Choane und vorn gegen die Schnauze zu die Apertura nasalis externa zu nennen. Ferner gehört hierher die Communications-Oeffnung zwischen Nasenhöhle und dem Cavum internasale und ebenso die Oeffnungen im Oberkiefer für einige Zweige des Trigemini. Endlich würde es sich in der in die Orbita hereinschauenden Wand der Capsula nasalis um zwei Oeffnungen handeln; durch die eine tritt der Ramus ophthalmicus des Trigemini und ein Gefäss (constant?), durch die andere passirt ein Drüsenschlauch, den ich bei *Salamandrina*, *Chiloglossa*, *Salamandrella* deutlich nachzuweisen vermochte. Kommt es, wie dies bei den meisten Tritonen und bei *Salamandrina persp.* der Fall ist, zu starken Orbitalfortsätzen der Praefrontalia und Maxillaria, so tritt der Ramus ophthalmicus sowohl, wie auch der Thränennasengang durch eine in der Naht zwischen den beiden genannten Knochen liegende Oeffnung. Ich habe den Verlauf dieses Canals im knöchernen Schädel unter dem Namen Ductus nasolacimalis bis ins Einzelne schon in meiner Arbeit über *Salamandrina* von letzterem Thier sowohl als von *Triton taeniatus* und *helveticus* beschrieben, nur war ich damals über seine Ausmündungsstelle im Cavum nasale noch nicht recht im Klaren. Ich hebe dies deshalb ausdrücklich hervor, da BORN (l. c.) diese Stelle meines Aufsatzes übersehen zu haben und sich als den ersten Entdecker des Thränennasenganges unserer einheimischen Urodelen zu betrachten scheint.

Ich komme endlich zur Darlegung der Drüsenorgane im Vorderkopfe der Urodelen. Das wichtigste davon ist die von mir früher schon (Z. f. w. Z. XXVII) in einer besonderen Abhandlung ausführlich gewürdigte und von mir so genannte Glandula intermaxillaris.

Ich zeigte damals, dass sie für die Art der Nahrungsaufnahme den Thieren vom allergrössten Nutzen sein müsse, indem das von ihr gelieferte Secret die Zunge wie eine Art von Fliegenleim benetze, woran dann die zu erhaschenden Insecten sehr leicht kleben bleiben. Dass ich dieses Organ bei keinem einzigen Phanero- und Cryptobranchiaten aufzufinden vermochte, wird nicht befremden, wenn man im Auge behält, dass diese Molche ausschliesslich auf das Wasserleben angewiesen sind, wobei sie einen derartigen Apparat gar nicht verwenden könnten.

Wie gelangt nun der Axolotl, wenn er im Sinne der echten Phanerobranchiaten betrachtet wird, zu jenem Drüsenapparat? — Darauf wird Jedermann die Antwort schuldig bleiben müssen. Ganz

anders, wenn man ihn als atavistische Form betrachtet. Dann wird man kecklich behaupten dürfen, dass das Organ bei der Amblystoma-Stammform seiner Zeit eben so kräftig, d. h. den ganzen Internasalraum erfüllend, entwickelt war, wie bei allen übrigen Amblystomen. — Nun wurden die Thiere in der Diluvial-Zeit zum constanten Wasserleben gezwungen und das Organ, überflüssig geworden, erfuhr eine bis auf wenige Drüsenschläuche sich erstreckende Reduction. Interessant ist, dass sich gerade bei jungen Axolotln eine geräumige, von Bindegewebe erfüllte Internasal-Höhle findet, die bei heranwachsenden Thieren mehr und mehr von Knorpel ausgefüllt wird. Somit legt sich im Jugendzustand genau derselbe Raum an, der, wie wir oben gesehen haben, in der Anlage des Vorderkopfes aller Salamandriden eine so grosse Rolle spielt und stets von jenem Secretionsorgan erfüllt wird.

Hält man daneben das bezüglich dieses Punctes über die Phanero- und Cryptobranchiaten Mitgetheilte, so liegt auf der Hand, dass dadurch die WEISMANN'sche Auffassung der Umwandlung des Axolotl in ein Amblystoma aufs Entschiedenste gestützt wird. WEISMANN, dem ich schon im vergangenen Sommer hierüber Mittheilung machte, hat dies auch selbst (Stud. z. Descendenztheorie II) in der zweiten Bearbeitung dieses Themas klar genug ausgesprochen.

Ein zweites sehr ansehnliches, auch von BORN bemerktes Drüsenlager findet sich in der Nähe der Choanen im hinteren Bezirk des Nasenraumes. Ich habe dasselbe früher schon auch bei Salamandrina persp. aufgefunden. Am mächtigsten ausgeprägt ist es bei Salamandrella und Plethodon, wo es in grossen Massen rechts und links vom Septum nasale, im Oberkiefer und in dem Raum unmittelbar vor dem membranösen Schädelhöhlen-Verschluss angetroffen wird. Derjenige Abschnitt desselben, welcher die Maxillar-Höhle erfüllt, ist von der Orbita her eingewandert.

BORN spricht überall in seiner Arbeit von einem Thränencanal, aber nirgends finde ich die Erwähnung einer Thränendrüse.

Dass man als solche das von mir bei S. persp. (Fig. 127) aufgefundene Organ betrachten kann, unterliegt wohl keinem Zweifel. Ich wüsste wenigstens sonst von keinem andern vom Orbitalraum in die Nasenhöhle mündenden Secretions-Organ. Damit stimmen aber nicht die zwei von BORN am inneren (vorderen) Augenwinkel beschriebenen Thränenröhrchen überein, denn ich finde immer nur einen einzigen Drüsenschlauch. Es bedarf dies also einer wiederholten Untersuchung.

Ich verlasse nun die Gegend des Vorderkopfes und unterwerfe diejenigen Resultate einer übersichtlichen Betrachtung, welche sich mir beim Studium des Suspensorial-Apparates ergeben haben.

Mit Ausnahme von *Siren lacertina*, wo es zu einem vollkommenen Schwund der Pars pterygoidea gekommen ist, componirt sich der Aufhängeapparat des Unterkiefers aus einer Knorpelmasse, woran man eine Pars quadrata, pterygoidea und trabecularis unterscheiden kann. Unter letzterer verstehe ich denjenigen Fortsatz, welcher sich zur sogenannten Ala magna herüber erstreckt.

Diese drei Theile stehen in continuirlicher Verbindung, bei *Menopoma* (*Cryptobranchus*?) aber ist es zu einer vollständigen Abschnürung der Cartilago pterygoidea gekommen. Bei *Menobranchus* und *Proteus* ist sie sogar ganz geschwunden und man kann hier nur von einem Pterygoideum osseum reden.

Entsprechend der ausgedehnten Erhaltung des Primordialschädels der Phanero- und Cryptobranchiaten dürfen wir auch hier a priori eine starke Entfaltung des hyalinen Theiles des betreffenden Schädelabschnittes erwarten. Was aber dabei den Salamandriden gegenüber vor Allem erwähnenswerth erscheint, das ist die Art und Weise, wie sich die Knorpelbrücke vom Quadratknorpel zum Trabekel herüber spannt. Sie liegt nämlich vor der prootischen Region und nicht in derselben wie bei jenen höheren Formen, zu welcher letzteren übrigens *Menopoma* und *Cryptobranchus* bereits den Uebergang bilden. Am stärksten entwickelt finden wir sie bei *Menobranchus*<sup>1)</sup>, während sie bei *Amphiuma* und *Siren* zu einer schlanken Knorpelsäule zurückgebildet ist. Dass wir dieses Gebilde schon bei den Plagiostomen angelegt finden, habe ich oben schon erwähnt und an derselben Stelle habe ich auch auf seine wichtigen Beziehungen zum Trigemini aufmerksam gemacht.

Meine Erwartung, es möchten sich Spuren von dieser Anordnung der Knorpelcommissur im fötalen Schädel der Salamandriden erhalten haben, sah ich nicht bestätigt, was übrigens auch nicht befremden kann, wenn man erwägt, dass wir es mit einem Schädeltheil zu schaffen haben, welcher schon bei den Phanerobranchiaten eine bedeutende Rückbildung erfahren und sich nicht einmal mehr auf alle Cryptobranchiaten fortvererbt hat.

---

<sup>1)</sup> In Anbetracht der nahen Verwandtschaft dieses Thieres mit *Proteus* muss es sehr auffallend erscheinen, dass bei letzterem keine Spur davon zu entdecken ist.



Bei den lechriodonten Salamandriden und unter den mecodonten auch noch bei der Gattung *Salamandra* und *Chioglossa* stehen die drei Theile des knorpeligen Suspensorial-Apparates durch sehr breite Commissuren in Verbindung; bei der Gattung *Triton* und *Salamandrina* sind letztere auf äusserst dünne, mitunter kaum wahrnehmbare Knorpelfäden reducirt.

Bei allen Urodelen, mit Ausnahme von *Menopoma*, ist, was ich noch einmal ausdrücklich betonen will, das obere Ende der *Cartilago quadrata* in zwei Schenkel gespalten, welche die Pars prootica ventral- und dorsalwärts umspannen und da und dort mit derselben (*Salamandriden*) durch ein vollständiges Gelenk verbunden sind.

Bemerkenswerth ist die bei *Ranodon* stattfindende Verschmelzung des Pterygoidknorpels mit der im Oberkiefer liegenden Rückwärtsverlängerung des Antorbitalfortsatzes.

Mit dem soeben geschilderten Knorpelgerüste des Suspensorium setzen sich Knochen in Verbindung, die ihm erst die nöthige Resistenz dem Unterkiefer gegenüber verleihen. Es sind dies das Squamosum und das knöcherne Flügelbein. Beide nehmen die *Cartilago quadrata*, die bei allen Urodelen mit Ausnahme von *Siren* an ihrem unteren Ende auf eine grössere oder kleinere Strecke ossificirt ist, zwischen sich. Ich will auf ihre specielle Configuration nicht noch einmal eingehen, sondern nur hervorheben, dass ein knöchernes Pterygoid allen lechriodonten Salamandriden, welche Sphenoidalzähne besitzen, abgeht, während es allen übrigen ohne Ausnahme zukommt. Am mächtigsten entwickelt finden wir es bei *Menopoma* und *Cryptobranchus*, wo es sich sogar an der Bildung des Opticus-Canales betheiligt. Das Squamosum, welches bei den Phanerobranchiaten und auch noch bei *Amphiuma* eine enorme Länge besitzt und bis zum hintersten Ende der *Regio opisthotica* sich erstrecken kann (*Menobranchus*), geht interessante Beziehungen zum Quadratknorpel ein, insofern es für letzteren, im Fall er selbst nicht verknöchert, eine kegelmantelartige Umhüllung erzeugt (*Siren*). Auch eine Synostose zwischen Quadratknochen und Squamosum kommt nicht selten vor z. B. bei der Gattung *Amblystoma*.

Endlich kann das Squamosum sich auch in ausgedehnter Weise an der Bildung der Gelenkpfanne für den Unterkiefer betheiligen (*Axolotl*).

Sehr bemerkenswerth ist die schon von den verschiedensten Autoren betonte Verschiedenheit in der Richtung des Suspensorium



zur Längsaxe des Schädels. Während es bei *Menobranchus* und noch mehr bei *Proteus* mit letzterer einen sehr spitzen Winkel erzeugt, d. h. eine beinahe ganz gerade nach vorn und nur mässig nach aussen gehende Richtung besitzt, ist es bei *Siren* und *Amphiuma* schon in stärkerem Grade von der Median-Ebene abgelenkt und diese Ablenkung erreicht ihre höchste Ausprägung bei *Menopoma*, *Dicamptodon*, *Ranodon* und am meisten bei *Cryptobranchus*, wo wir schon an das Verhalten bei den Anuren erinnert werden. Bei diesen Molchen nimmt nämlich das Suspensorium nicht nur eine quere, sondern sogar eine nach rückwärts gehende Stellung an.

Unter den Salamandriden beobachten wir eine fast vollkommene Querstellung bei der Gattung *Salamandra*, *Salamandrina*, *Amblystoma*, vielen *Spelerpes*-Arten und manchen Tritonen.

Gewiss mit vollem Recht ist als Grund für diese Verschiedenheit die Grössenentwicklung des Bulbus und die Kaumusculatur angesehen worden. Je mehr das Auge und die Muskelmassen an Ausdehnung gewinnen, desto mehr musste das Quadratum sich der Querstellung nähern, woraus dann als weitere Folge eine immer weiter nach hinten gehende Mundspalte resultirt. Man vergleiche z. B. den Kopf eines *Proteus* mit dem eines *Spelerpes* oder *Salamanders*, so wird man eine gute Illustration dieser verschiedenen Verhältnisse gewinnen.

Wie bedeutend auch die Entwicklung des Auges die ganze Configuration des Fischschädels beeinflusst, hat *VROLIK* l. c. auf's Klarste hervorgehoben.

Dass die Salamandriden-Larven in der Stellung des Suspensorium mit den Phanerobranchiaten übereinstimmen, ist eine alte Erfahrung und es mag genügen, darauf aufmerksam gemacht zu haben. Ganz dasselbe gilt auch für die Stellung des Gaumenbogens und speciell derjenigen des Flügelknorpels, welcher anfangs eine nach einwärts und vorn und erst später eine nach aussen und vorn gehende Richtung annimmt. Man vergleiche den Schädel des jungen *Axolotl* mit demjenigen von *Proteus* und *Menobranchus*.

Was endlich den zur *Fenestra ovalis* in Beziehung stehenden Knochen- resp. Knorpel- und Bandapparat anbelangt, so konnten wir hierin durchaus einheitliche Verhältnisse constatiren, insofern es sich überall um eine theils durch Ligamente, theils durch Hyalin-knorpel erzeugte Verbindung zwischen *Columella* und *Suspensorium* handelte. Das Verhalten von *Ranodon* und *Salamandrella* gibt viel zu denken, wenn man erwägt, dass die knöcherne *Columella* sich

mit breiter Fläche mit dem unteren Ende des Quadratum ohne intervenirendes Bindegewebe fest verlöthet. Es muss somit bei jedem Oeffnen und Schliessen des Unterkiefers, namentlich aber beim energischen Festhalten der Beute eine Erschütterung der Columella und dadurch auch des Labyrinthwassers erfolgen. Ganz dasselbe wird bei allen Cryptobranchiaten der Fall sein müssen. Man sieht den physiologischen Zweck davon um so weniger ein, als man vielmehr eine wesentliche Beeinträchtigung des Gehörapparates aus diesen Verhältnissen ableiten zu dürfen glauben könnte.

C. HASSE (l. c.) hat mit Recht den Raum, in welchen die Columella bei allen Urodelen zu liegen kommt, in morphologischer Beziehung als Vorläufer eines Cavum tympani betrachtet, welches letzteres bekanntlich erst bei den Anuren zur eigentlichen Entwicklung kommt. Wir sehen den Raum nach aussen abgegrenzt durch das Suspensorium resp. die von der Labyrinthaußenfläche zu letzterem ausgespannte Bindegewebsmembran (vergl. Siren) und die äussere Haut; nach innen käme in Betracht die äussere Labyrinthwand, nach vorn die vor dem Suspensorium liegenden Kaumuskeln, nach hinten der Kiemenapparat und nach abwärts die Mundschleimhaut. Dabei sei noch an den in diesem Cavum liegenden Facialis erinnert. Näheres lese man bei HASSE nach.

Es mag hier am Platze sein die Kopfnerven unter einem einheitlichen Gesichtspunct noch einmal zusammenzufassen und da möchte ich in erster Linie die grosse Constanz der Lage der Nervenöffnungen bei allen Urodelen betonen. Ueberall handelt es sich auswärts vom Condylus occipitalis um den Vagus-, resp. Glossopharyngeus-, nach einwärts vom Suspensorium um den Facialis- und am Uebergang der Regio prootica zur Alisphenoid-Gegend um den Trigemini-Austritt. Dass der II. und III. Ast desselben durch jene Knorpelspange von dem I. getrennt werden, habe ich oben erwähnt.

In dem zwischen Gehör und Nasenkapsel gelegenen Bereich des Trabekels (Orbito- und Alisphenoid) brechen durch: der Oculomotorius, Opticus und da wo sie vom Trigemini differenzirt sind, auch noch der Abducens und Trochlearis. Eine merkwürdige Modification des Opticus-Canales ergibt sich bei Menopoma und Cryptobranchus, wo er merkwürdigerweise theilweise in dem doppelblättrigen Os pterygoideum verläuft. Für den Olfactorius lassen sich keine allgemeinen Regeln aufstellen. Bald liegt, wie wir gesehen haben, sein Canal einzig und allein im Frontale (Menobranchus

Proteus, Amphiuma), bald zwischen Stirnbein einer- und dem Trabekel und Vomero-palatinum andererseits (Salamandrina, Triton viridescens). Wieder in andern Fällen ist es durch Zusammenfluss der beiden Trabekel zu einer das Cavum cranii abschliessenden, theils knöchernen (Siren lacertina), theils hyalinen Lamina cribrosa gekommen (Axolotl, Ranodon, Salamandra, Menopoma, Cryptobranchus). Endlich kann es sich von Seite des Riechnerven um Durchbrechung einer nur membranösen, Schädel- und Nasen-Cavum von einander trennenden Scheidewand handeln (die verschiedensten lechridonten Salamandriden und Tritonen). Der Hypoglossus wird entweder vom I. und II. oder vom II. und III. Spinalnerven gebildet. Letzteres ist z. B. bei Menobranchus der Fall.

Die von GEGENBAUR bei Untersuchung der Kopfnerven der Seelachier gewonnenen und im Sinne eines ursprünglichen Zerfalles des Schädels in Metameren so fruchtbar verwertheten Resultate liessen es mir als Pflicht erscheinen, auch auf die Ausbreitung der betreffenden Nerven in der Urodelen-Welt ein genaueres Augenmerk zu richten. Die vortrefflichen FISCHER'schen Untersuchungen kamen mir dabei sehr gut zu Statten und ich kann dieselben im Wesentlichen bestätigen.

Was zunächst den Trigeminus betrifft, so entspringt er bei allen von mir untersuchten Salamandriden mit Ausnahme von *Ellipsoglossa nebulosa*, wo sich zwei Wurzeln zeigen, mit einem Stamm und schwillt noch innerhalb des Canales zum Ganglion an.

Bei *Menobranchus* entspringt er mit 4 Wurzeln, wovon eine aus dem Facialis-Gebiet stammt; ob zwei von den andern im Sinne eines Abducens und Trochlearis zu deuten sind, dies zu entscheiden, ist mir ebenso wenig gelungen, wie FISCHER.

Aus dem Ganglion Gass. entspringen gewöhnlich drei Hauptnerven, zu welchen sich in manchen Fällen (z. B. beim Axolotl) noch ein vierter, selbständiger Stamm gesellen kann. Er sowohl wie der Ramus ophthalmicus geben Zweige zur Stirnhaut ab und werden darin bei *Menobranchus* noch durch einen feinen Ausläufer des Ramus maxillaris unterstützt. Der Augenhöhlenast dringt in die Nasenhöhle, gelangt zum Oberkiefer und der Schnauze, hat also z. Th. denselben Verbreitungsbezirk wie der Ramus maxillaris. Ich habe dies oben schon näher auseinandergesetzt. Der stärkste Ast des Trigeminus, der R. mandibularis tritt, nachdem er den M. temporalis und masseter versorgt, in den Canalis alveolaris und



endigt schliesslich in der Haut des Mundhöhlenbodens und dem M. mylohyoideus.

Der Facialis schickt, nachdem er einen Verbindungsfaden an das Ganglion Gasseri abgegeben hat, durch eine eigene Oeffnung seinen R. palatinus ab. Dieser läuft am lateralen Rand des Daches der Mundhöhle hin und endigt in der Mucosa oris der Praemaxillargegend. Der Hauptstamm zerfällt in einen vorderen und hinteren Zweig, wovon der erstere in den Alveolarcanal tritt, während der letztere an der vorderen Circumferenz des Hyoidbogens verläuft. Nach rückwärts steht dieser von FISCHER so genannte R. jugularis mit dem Glossopharyngeus in Verbindung. Letzterer Nerv findet sich nur bei Siren in discreter Form, bei allen übrigen Urodelen stellt er die vorderste Partie des Vagus dar und benützt gemeinschaftlich mit ihm die im Occipitale laterale gelegene Oeffnung zum Austritt aus dem Cavum cranii. Der Vagus entspringt dann in diesem Falle mit drei Wurzeln, wovon die vorderste als Glossopharyngeus, die hinterste als Accessorius zu deuten ist. Die mittlere, oder eigentliche Vaguswurzel zerfällt nach FISCHER wieder in »mehrere Bündel«. Von der Vagusgruppe treten drei, unter sich in schlingenförmiger Verbindung stehende Zweige herab zu den drei Kiemenbüscheln resp. an die Stellen der seitlichen Halsgegend, wo jene bei Cryptobranchiaten und Salamandriden, im Fall ihres Vorkommens, liegen müssten.

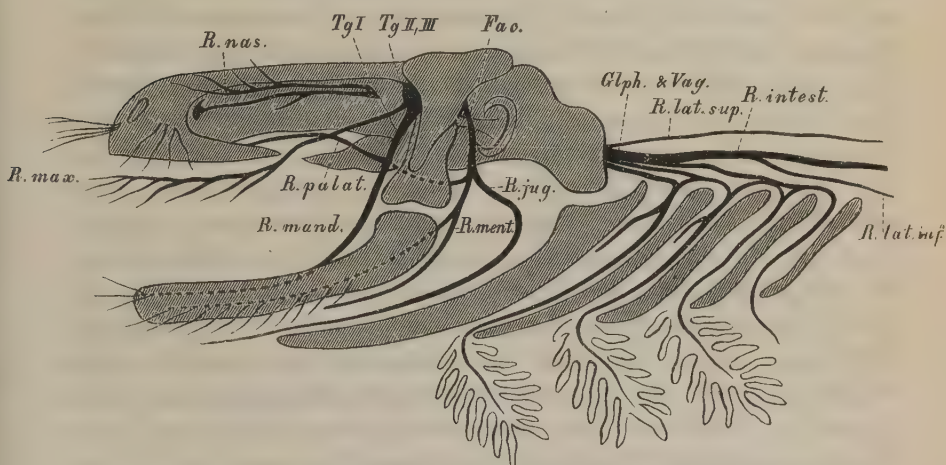
Mit dem Ramus palatinus des Trigeminus ist der von FISCHER aufgefundene Ramus trachealis des Facialis von Amphiuma in eine Parallele zu stellen. Ebenso gehört dahin der constante R. pharyngeus vom Glossopharyngeus, sowie verschiedene Schlundäste, die dem eigentlichen Vagus entstammen. Der stärkste, die eigentliche Fortsetzung des Vagus bildende Ast ist der R. intestinalis und kurz erwähnen will ich noch den R. lateralis superior und inferior.

Das wenige hier Mitgetheilte dürfte genügen um die fast völlige Uebereinstimmung mit den Kopfnerven der Selachier darzuthun. Ja man kann, wenn man absieht von den den Urodelen mangelnden sogenannten »vorderen Wurzeln des Vagus« (GEGENBAUR), geradezu erklären, dass die oben gegebene Darstellung ebensowohl für irgend einen Notidaniden ihre Anwendung finden könnte. Hier wie dort der mehrwurzelige Ursprung des Vagus und auch noch des Trigeminus, ebenso der bei Haien wie bei Urodelen gleichsinnige Verlauf der Vagus- resp. Glossopharyngeus-Zweige am Kiemenskelet im engeren Sinn, derjenige des Facialis im Bereich des Hyoid- und



Mandibular-Bogens resp. am Gaumendach und endlich der mit seinen zwei Ventralzweigen und seinem Dorsalast (Ramus ophthalmicus) einerseits auf die Unter- und Oberkieferspange, andererseits auf die Regio naso-frontalis angewiesene Trigeminus. Wenn man dazu noch die Ramuli pharyngei resp. ihre Homologa in Gestalt der Gaumenäste des Facialis rechnet, so liegt die Uebereinstimmung zwischen den Kopfnerven beider Thierklassen auf der Hand. Untenstehender Holzschnitt soll dies illustriren.

Fig. 2.



Dass der Unterkiefer bei Crypto- und Phanerobranchiaten theils aus vier (Menobranchus, Proteus) theils aus drei Stücken (Siren und alle drei Cryptobranchiaten) gebildet wird, ist ebenso bekannt, wie die Thatsache, dass alle Salamandriden in ihrer Larvenperiode ebenfalls vier und im erwachsenen Zustand ausnahmslos drei Stücke im Unterkiefer besitzen. Hier wie dort ist das vierte Stück das Operculare, worauf ich später noch einmal zurückkomme.

Ehe ich nun auf das Zahnskelet der Urodelen im Allgemeinen zu sprechen komme, werfe ich noch einen Blick auf den Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat. Es tritt uns hier das merkwürdige Phaenomen entgegen, dass Menopoma, trotzdem es sich bei diesem Thier um keine Kiemenathmung mehr handelt, einen ursprünglicheren Typus in seinem Visceralskelet bewahrt hat, als Siren lacertina und vollends als die beiden andern Phanerobranchiaten. Wenn sich auch bei Menopoma und Siren dieselbe Bogenzahl (5) findet, so besitzt doch nur jener Molch ein drittes Keratobranchiale, während dieses nach

meinen Erfahrungen weder bei Siren noch bei irgend einem andern geschwänzten Batrachier auftritt<sup>1)</sup>. Dazu kommt bei *Menopoma* eine eigene Copula für den Hyoidbogen, ein Gebilde, das ausserdem nur noch bei dem nahe verwandten *Cryptobranchus* und bei *Amphiuma* auftritt. Letzteres Thier besitzt zwar ebenfalls noch fünf Bogen, wir treffen sie aber stark rückgebildet und die drei letzten sind beim erwachsenen Thier nur in Form der drei Epibranchialia vorhanden. Somit steht *Amphiuma* in gewisser Beziehung niedriger als die Salamandriden, bei welchen durchweg ein II. Keratobranchiale und bei manchen (*Ranodon*, *Salamandrella*, *Ellipsoglossa*) auch noch ein II. Epibranchiale zur Entwicklung kommt. Bezüglich der Grössenentwicklung des II. Keratobranchiale stehen sogar *Proteus* und *Menobranchus* weit hinter den Salamandriden zurück; überhaupt macht ihr nur mit drei Epibranchialia ausgestattetes Kiemenskelet einen sehr verkümmerten Eindruck, was vor Allem für den fast zwerghaften Hyoidbogen aufrecht zu erhalten ist. Unter allen Kiemenskeleten der Phanero- und *Cryptobranchiaten* zeigt sich dasjenige von *Cryptobranchus* bekanntlich am meisten reducirt. Es besitzt nämlich genau wie *Ranodon* und seine Verwandten nur zwei Kiemenbögen, wovon der erste ein- der letzte zweigliederig ist, was um so mehr in Erstaunen setzt, wenn man die doppelt so hohe Kiemenbogenzahl des sonst so nahe verwandten *Menopoma* in Betracht zieht. Was aber beide miteinander gemein haben, das ist die deutlich entwickelte Copula der Hyoidhörner.

Schliesslich erwähne ich noch, dass im Larvenstadium aller von mir darauf untersuchten Salamandriden nie mehr als fünf Bogen angelegt werden. (Vergl. Siren und die *Cryptobranchiaten*.)

Indem ich nun zu einer übersichtlichen Betrachtung des Zahn-

<sup>1)</sup> Zu andern Resultaten ist FISCHER (l. c.) gekommen, der auf pag. 20 seines Werkes, über *Amphiuma* Folgendes bemerkt: »Auch der dritte Kiemenbogen besitzt zuweilen ein besonderes, von ihm abgegliedertes Ventralsegment«. Es ist ein »kleines Knorpelstückchen von länglich eiförmiger, vorn zugespitzter Gestalt« und stösst an den hakenförmigen Fortsatz am Zusammenstoss des I. Kerato- und Epibranchiale, welchen FISCHER im Sinn eines »rudimentären Ventralsegmentes des II. Kiemenbogens« d. h. als Keratobranchiale II auffasst.

Dennach würde *Amphiuma*, wenn auch nur vielleicht im Jugendzustand, bezüglich des conservativen Characters seines Kiemenskelets auf einer Stufe mit *Menopoma* stehen.

skelets der Urodelen übergehe, verbinde ich damit zugleich die Beantwortung der Frage nach der morphologischen Bedeutung der Schädelknochen im Allgemeinen.

Ich habe schon verschiedenemale im Laufe dieser Arbeit Gelegenheit gehabt, auf die schönen Untersuchungen von O. HERTWIG über das Zahnsystem der Amphibien aufmerksam zu machen.

Ausgehend von der Thatsache, dass nach Anlegung der primitiven Schädelbalken die Zähne die ersten Hartgebilde sind, welchen wir in der Mundhöhle der Urodelen begegnen, gelang es diesem Forscher nachzuweisen, dass aus einer Concreescenz des Zahncements das Gaumenbein, der Vomer und das Operculare entstehen. Indem er die an den drei genannten Knochen der Mundhöhle gewonnenen Ergebnisse weiter ausdehnte, versuchte er auch für die zahntragenden Theile der Maxillaria und Praemaxillaria, sowie für das Pterygoid und das Parasphenoid, d. h. für sämtliche Knochen der Mundhöhle eine Entwicklung aus Zähnen als wahrscheinlich zu bezeichnen.

Dieser Satz erfuhr durch die Vergleichung des Mundhöhlenskelets der Fische mit dem der Urodelen eine wesentliche Stütze, indem die hier auftretende reichere Bezahnung als das ursprüngliche Verhalten hingestellt werden und zu der wohlbegründeten Annahme führen konnte, dass wir uns eine Urform der Urodelen zu denken haben, wo das ganze Kopfskelet nur aus dem Primordialschädel, homolog dem der Selachier bestand. Darauf folgte ein Zustand, wo höchstwahrscheinlich alle Deckknochen der Mundhöhle inclusive dem theilweise aus dem äusseren Integument sich bildenden Maxillare und Intermaxillare über und über mit Zähnen bedeckt waren.

Somit wäre die geringere Bezahnung, wie wir ihr namentlich bei den höchst entwickelten Formen der Urodelen begegnen, als ein secundärer Zustand — als eine Rückbildung anzusehen, wie man sie in der Ontogenese aller Molche aufs Deutlichste beobachten kann. Immer geht ein Resorptionsprocess mit einer Apposition von neuer Knochensubstanz Hand in Hand.

Gegen die Annahme HERTWIG's, es möchte uns in dem Vomer und Palatinum von Siren und dem Parasphenoid von *Plethodon glut.*<sup>1)</sup> jener oben angedeutete, ursprüngliche Zustand erhalten sein, habe ich schon vor zwei Jahren Einsprache erhoben, indem ich von

---

<sup>1)</sup> Dass nicht nur, wie HERTWIG anzunehmen scheint, diesem Molche, sondern einer ganzen Reihe von lechriodonten Salamandriden Sphenoidalzähne zukommen, ist bekannt.



jungen Spelerpes-Arten nachwies, dass die Entstehung des wichtigsten Deckknochens der Mundhöhle, des Parasphenoids, mit jenen das ganze Leben persistirenden Zähnen nichts zu schaffen hat und es möge deshalb genügen, auf jene Stelle meiner Abhandlung über *Salamandrina* zu verweisen. Nichts destoweniger lässt sich hier sowohl wie an den Vomero-palatinzähnen von *Menobranthus* (vergl. die Querschnitte) der Zusammenfluss der Zahnsocket zu einer grossen zusammenhängenden Platte aufs allerschönste demonstrieren, nur ist diese eben nicht das Parasphenoid selbst, sondern eine secundäre Bildung, die ich, wie ich gleich zeigen werde, in correlativen Sinn zu deuten geneigt bin.

Für das Parasphenoid selbst nehme ich in Uebereinstimmung mit H. eine, wenn auch ontogenetisch nicht mehr zum Ausdruck kommende Entwicklung aus Zahnsocketn an, während ich die das ganze Leben persistirenden, subsphenoidalen Zahnplatten im Sinne einer zu der Entwicklung der übrigen Deckknochen der Mundhöhle in engster Beziehung stehenden Bildung auffasse.

Ich bin mir dabei wohl bewusst, dass ich von meiner früher (l. c.) geäusserten Ansicht über die Genese des Parasphenoids wesentlich abweiche, denn damals hatte ich keinen einzigen Vertreter der lechriodonten Salamandriden, ausser *Spelerpes fuscus* zur Verfügung, so dass ich auch die Bedeutung der subsphenoidalen Zahnplatten vollständig dahin gestellt sein lassen musste.

Nun aber kann ich die Behauptung aussprechen, dass allen mit Sphenoidalzähnen begabten lechriodonten Salamandriden constant ein *Os pterygoideum* fehlt, während ihnen eine dünne spießsförmige *Cartilago pterygoidea* zukommt.

Dies musste mir natürlich auffallen und ich glaube nicht zu irren, wenn ich einerseits den Mangel, andererseits das Vorkommen der betreffenden Knochen in ein gegenseitiges Abhängigkeits-Verhältniss bringe.

Es liegt auf der Hand, dass die die Horizontalebene des Parasphenoids nach abwärts stets überragenden knöchernen Flügelbeine der nicht mit Sphenoidalzähnen ausgerüsteten Urodelen mit der in die Mundhöhle gebrachten Beute sofort in Berührung kommen, nachdem letztere die Vomero-palatin-Zähne passiert hat. Diese, sowie der ganze bezahnte Alveolarrand sind nur dazu da, um das mit der Zunge eingefangene Insekt im ersten Moment, wo es in die Mundhöhle gelangt, zu fixiren. Darauf rückt es nach hinten



und wird durch Hebung des Hyoidbogens resp. des ganzen Diaphragma oris nach oben gegen das Dach der Mundhöhle gedrückt und damit ist die erste Schlingbewegung vorbereitet. Es ist klar, dass es dabei mit dem Parasphenoid in directe Berührung kommen müsste, falls es nicht von den beiden am Boden der Augenhöhlen gelegenen, knöchernen Lamellen der Flügelbeine davon abgehalten würde. Wie nachtheilig dies für das Wohlbefinden des betreffenden Molches in doppelter Beziehung wäre, wird sofort klar, wenn man erwägt, dass das über dem hier und da kaum papierdicken Parasphenoid liegende Gehirn sowie der Bulbus oculi von Seiten des oft sehr resistenten Bissens (Asseln, Myriapoden, Heuschrecken) einen grossen Druck auszuhalten hätte.

Fehlen nun jene knöchernen Flügelbeine, so müsste der letztere Fall unfehlbar eintreten und dies wäre gerade bei den dabei in Betracht kommenden Molchen um so gefährlicher, als sich ihre Schädelknochen im Allgemeinen, wie das Parasphenoid insbesondere, bekanntlich durch eine ganz excessive Zartheit und glasartige Transparenz auszeichnen.

Nun reagirt die Gaumenschleimhaut sehr kräftig gegen den mit ihr in Berührung kommenden Bissen und entfaltet zum zweitenmal jene Productionskraft, welche in vielleicht nicht so gar lange hingeschwundenen Geschlechtern zum Aufbau des eigentlichen Parasphenoids geführt hat. Mit andern Worten: es bilden sich zum zweitenmal in der Mundschleimhaut eine Unmasse von zweispitzigen Zähnen, die mit ihren Sockeln zusammenfliessend eine dicke Duplicatur für das Parasphenoid erzeugen. Dadurch wird ganz derselbe Effect erzielt, wie er von Seiten der übrigen Urodelen durch das knöcherne Flügelbein ausgeübt wird, d. h. das Gehirn erhält eine weitere und zwar ziemlich ansehnliche Schutzlage aus Knochensubstanz und gerade durch diese Verdickung des Parasphenoids springt letzteres so weit in das Cavum oris herein, dass es der einzige Knochen ist, welcher mit dem eingebrachten Bissen in Berührung kommt und ihn festzuhalten vermag. Dadurch wird er von dem in höherem Niveau liegenden Boden der Augenhöhlen ganz abgelenkt und die feinen, federnden Knorpelspiesse der Pterygoide weichen nach oben aus, ohne einen störenden Druck nach irgend welcher Seite auszuüben.

So denke ich mir die Entstehung der Subsphenoidal-Platten und ich bin dadurch auf den Gedanken gekommen, ob es nicht möglich wäre, durch Ausbrechen der knöchernen Pterygoide

(z. B. der Amblystomen) und der lang nach hinten sich erstreckenden Vomero-palatinspangen der mecodonten Salamandriden den von Seiten der Nahrung auf die Mundschleimhaut ausgeübten Reiz in bestimmter Weise auf einen gewissen Punct d. h. die Unterfläche des Parasphenoids zu localisiren und dadurch die Bildung jener zahntragenden Subsphenoidal-Platten hervorzurufen.

Man müsste es bei einem derartigen Versuch mit allen Altersstadien der Urodelen versuchen und ich glaube nicht, dass er in Betracht der allbekannten, besonders die Zähne betreffenden Reproductionskraft dieser Thiere von vorn herein als unmöglich von der Hand zu weisen sein wird. Würde er aber sogar vollkommen gelingen, so hätte man dadurch einen weiteren, schlagenden Beweis für die unmittelbare, plötzlich erfolgende Reaction des thierischen Organismus auf einen äusseren Reiz und zugleich einen werthvollen Beitrag zur mechanischen Auffassung der Natur überhaupt gewonnen.

Eine ausführliche Beschreibung der verschiedenen Zahnstellungen der Urodelen zu geben, halte ich für höchst überflüssig, da sich von jeher Systematiker und Anatomen bei Bearbeitung dieses Capitels der scrupulösesten Genauigkeit befleissigt haben. Dennoch glaube ich, dass es nichts schaden kann, wenn in das aufgestapelte Material durch den Versuch, die Art der Bezahnung im Sinne der Ableitung einer Gattung von der andern zu verwerthen, Leben hineingebracht wird.

Ich sehe dabei ganz ab von den Phanero- und Cryptobranchiaten, wo es sich bekanntlich mit Ausnahme von Siren um jenen, auch den Salamandriden-Larven zukommenden Doppelbogen handelt, der einerseits durch den bezahnten Kiefer und Zwischenkiefer, andererseits durch das Gaumen- und Pflugschaarbein erzeugt wird.

Es herrschen hierin unter den verschiedenen Gattungen so grosse Differenzen, dass man mit alleiniger Ausnahme von *Proteus* und *Menobranchus*<sup>1)</sup> an keine directe Ableitung derselben von einander denken kann. Anders verhält es sich mit den Salamandriden und zwar lassen sich die beiden Arten der Zahnstellungen, nämlich die lechriodonte und die mecodonte, von einander ableiten.

---

<sup>1)</sup> *Cryptobranchus* und *Menopoma* kann man bezüglich des Zahnskelets für identisch erklären.

Erstere stellt das primitive, letztere das secundär erworbene Verhalten dar und zwar handelt es sich hier, wie ich es auch von vielen andern Puncten hervorzuheben Gelegenheit hatte, um keine sprungweise sondern um eine oft ganz unscheinbar beginnende, später aber zu grosser Bedeutung gelangende Aenderung.

Wir haben dabei von dem Verhalten der Amblystomen auszugehen, da es sich hier um eine vollkommen transverselle Zahnstellung handelt. Von den vier Querleisten sitzen die zwei lateralen <sup>1)</sup> auf der Unterfläche des theilweise ossificirten Antorbitalfortsatzes, die medialen auf dem Hinterrand der Vomero-palatina. Letztere zeigen nicht die geringste Neigung, aus ihrer Querstellung gegen die Längsaxe des Schädels abzuweichen, wie wir dies bei den Spelerpes-Arten und bei Batrachoseps, wo sie mehrreihig stehen, zum erstenmal beobachten. Hier erzeugen sie in der Mittellinie einen nach vorn offenen stumpfen Winkel, sitzen aber immer noch unmittelbar dem Hinterrand der Vomero-palatina auf.

Eine Abweichung von dieser Regel macht *Gyrinophilus* und daran schliesst sich *Ranodon*, sowie die *Salamandrella*-Arten. Bei allen diesen beginnen die Vomero-palatin-Platten unter der ihnen aufsitzenden Zahnleiste sich nach rückwärts auf die Unterfläche des Parasphenoids zu schieben, ein Verhalten, das bei *Anaides* und *Desmognathus* (*Heredia* und *Hemidactylum*?) eine Weiterentwicklung erfährt.

Bei *Ellipsoglossa* hat dieses Auswachsen der Vomero-palatina in der Längsaxe des Schädels seinen höchsten Grad erreicht, indem sich die Fortsätze bis zur Mitte des Parasphenoids nach rückwärts erstrecken. Dabei ist die wie ein Hirtenstab gekrümmte Zahnleiste ebenfalls nach hinten gewandert und zum grössten Theil in die Sagittalaxe gerückt. Sie liegt jedoch dem inneren Rand der Basalplatte nicht unmittelbar an sondern wird von letzterer nach aussen und innen hin bedeutend überragt. Dieser Punct allein ist es, welcher noch keine vollkommene Gleichstellung des Zahnskeletes von *Ellipsoglossa* mit demjenigen der mecodonten Salamandriden als zulässig erscheinen lässt. Jedenfalls aber ist es kein grosser Sprung mehr dazu, wie ein Vergleich der betreffenden Abbildungen am besten beweist.

Ich glaube, durch diese Schilderung des Zustandekommens der langen Fortsätze der Vomero-palatina bei den mecodonten Salaman-

<sup>1)</sup> Ich fasse diese als Palatinzähne auf.

driden gezeigt zu haben, dass es sich nicht etwa, wie HUXLEY (l. c.) anzunehmen scheint, beim Aufbau derselben um Verwendung des bei Spelerpes-Arten und Andern in Form der subsphenoidalen Zahnplatten aufgehäuften Knochenmaterials handelt, so sehr man auch durch das Verhalten von *Gyrinophilus* im ersten Augenblick dafür eingenommen sein könnte.

Wir können vielmehr constatiren — und dadurch gewinnen wir eine weitere Stütze für die oben geäußerte Deutung der subsphenoidalen Zahnplatten —, dass mit der immer deutlicher sich herausbildenden, sagittalen Zahnstellung und dem damit verbundenen Nachrückwärtsrücken der Vomero-palatina ein Schwund der Sphenoidalzähne resp. ihrer Basallamellen stets Hand in Hand geht. Die beste Illustration hierzu liefert *Anaides*, *Desmognathus* und wahrscheinlich auch *Hemidactylum* und *Heredia*.

---

Endlich noch ein Wort über die morphologische Bedeutung des Suspensorial-Apparates, als jenes Schädeltheiles, der von jeher bis auf den heutigen Tag die allerverschiedensten Auslegungen erfahren hat.

GÖTTE (l. c.) sieht im Quadratum der Batrachier das Hyomandibulare und Symplecticum der Knochenfische. Diese zwei Knochen leitet er vom Unterkiefer ab und betrachtet die beiden Wurzeläste des Pterygo-palatin-Bogens der Amphibien als das Quadratum, Ecto-, Meta- und Entopterygoid der Teleostier. Der Quadratknorpel soll nach GÖTTE ursprünglich mit der prootischen Region continuirlich verbunden sein und sich erst später davon ablösend nach hinten rücken, um dann bleibend mit dem Schädel zu verschmelzen; er geht also nicht, wie REICHERT will, aus dem oberen Abschnitt des Hyoidbogens hervor.

Diese Auffassung steht im Gegensatz zu derjenigen von GEGENBAUR und HASSE, welche in völliger Uebereinstimmung mit einander behaupten, dass das Hyomandibulare und Symplecticum der Knochenfische auf den Suspensorial-Apparat der Urodelen gar nicht mehr fortvererbt werde und dass das Quadratum der letzteren einzig und allein demjenigen der Fische entspreche, also keinen andern Theil des Teleostierschädels in sich schliesse. Bezüglich des am Urodelenschädel sich documentirenden, ursprünglichen Zusammenhanges zwischen dem Quadratknorpel und der prootischen Ge-



gend stimmen also GEGENBAUR und GÖTTE mit einander überein und ich selbst kann mich ihnen hierin anschliessen. Ich betrachte also die Loslösung des Kieferstiels bei den geschwänzten Amphibien als einen secundären Vorgang, wenn ich auch mit GEGENBAUR eine getrennte, auf den Mandibularbogen zurückzuführende Entstehung desselben aus phylogenetischen Gründen als das primäre Verhalten betrachten muss.

Ob letzteres im Jugendzustand der Phanerobranchiaten noch zur Ausprägung gelangt, kann ich nicht entscheiden, doch berechtigen die Chimären und Dipnoer nicht sehr zu dieser Annahme, da wir bei ihnen bekanntlich schon einer Verwachsung zwischen den betreffenden Theilen begegnen. Demnach müsste man mit GEGENBAUR diese Verhältnisse im Urodelenschädel als »aus früheren Zuständen ererbte« ansehen.

Wie sich PARKER (l. c.) in der Beurtheilung dieser Frage verhält, geht aus seinem Aufsatz über den Axolotl-Schädel nicht recht klar hervor, doch scheint er die Absehnürung des Quadratknorpels aus dem Mandibularbogen als ontogenetisch noch zum Ausdruck kommend anzusehen.

Das Squamosum betrachtet jener Forscher als homolog dem Praeoperculum der Teleostier, ohne jedoch irgend welche Stütze für diese Ansicht beizubringen. Nach GEGENBAUR entspricht es »vielleicht« dem gleichnamigen Knochen der Fische, während es HASSE mit letzterem nicht in eine Parallele gestellt, sondern als »Homologon des Os squamosum, der Squama ossis temporum der höheren Thiere« aufgefasst wissen will. HASSE begründet dies dadurch, dass er sagt: »Das Squamosum tritt hier zum ersten Male als Belegknochen des Palatoquadratknorpels auf, während das Os squamosum der Teleostier am Schädel selbst gebildet wird, ja durch das Hyomandibulare und Symplecticum, die nicht dem Palatoquadratum zugehörig, von dem eigentlichen Kiefersuspensorium getrennt ist«.

Ich bin überzeugt, dass HASSE damit das Richtige getroffen hat, wenn ich auch nicht seiner Behauptung beitreten will, dass sich das Os squamosum von den Perennibranchiaten bis zu den Anuren hin Hand in Hand mit der Grössenzunahme des Quadratum und zwar ganz allmählig reducire. Ich brauche dabei nur auf die lechriodonten Salamandriden, sowie auf die mit einem Pseudo-Jochbogen ausgestatteten Tritonen zu verweisen.

Gegen die Deutung des zweiten Deckknochens am Suspensorial-Apparate, nämlich des Os pterygoideum oder besser: Processus

pterygoideus im Sinne des Ecto-, Meta- und Entopterygoids der Teleostier wird nicht viel einzuwenden sein, wenn sich auch nie eine Differenzirung dieses Knochens bei den Urodelen in drei Abschnitte bemerklich macht.

Ich habe mich oben gegen die in allen Lehrbüchern verbreitete Ansicht ausgesprochen, dass sich die Columella der Urodelen durch Abschnürung des proximalen Endes vom Hyoidbogen entwickle. Genau genommen verhält es sich damit jedoch wie mit dem Quadratknochen, der wie wir oben gesehen haben, in der Ontogenese auch nicht mehr als Theilstück eines Visceralbogens und zwar des ersten erscheint. Trotzdem erweist er sich an der Hand der Phylogenese unzweideutig als ein solcher und ganz dasselbe ist der Fall mit der Columella, in der wir dasjenige Differenzirungsproduct des Hyoidbogens der Fische zu erkennen haben, welches man mit dem Namen Hyomandibulare zu bezeichnen pflegt. Daran schliesst sich ein zweites kleines Knöchelchen, nämlich das Symplecticum und dieses sehen wir bei Teleostiern in sehr nahe Beziehungen (oft findet eine förmliche Einkeilung statt: Bachforelle) zum Quadratum treten. Indem dieses sowohl wie das Hyomandibulare bei den Knochenfischen stets über den letztgenannten Knochen seine Lage hat, sehen wir beide bei den Selachiern nach rückwärts von dem direct mit der Labyrinthgegend sich verbindenden Palatoquadratum rücken und somit schon eine ganz ähnliche Lage einnehmen, wie wir sie von der Columella und deren zum Suspensorium sich erstreckenden Band oder Knochen d. h. dem Homologen des Symplecticum kennen.

Auf diese Verhältnisse hat zum erstenmal HASSE (l. c.) und nach ihm TRAUTMANN (Arch. f. Ohrenheilkunde 1876) aufmerksam gemacht und letzterer wies mit Recht darauf hin, wie wir die bei den Säugethieren so stark transformirte Kette des schallleitenden Apparates bei Menobranchus z. B. zwar noch in ihrem primitivsten Verhalten aber in morphologischer Beziehung doch schon vollkommen deutlich und charakteristisch ausgeprägt antreffen. Hier wie dort handelt es sich um eine Knochenkette, wovon das erste Glied den MECKEL'schen Knochen (Hammer der Säugethiere), das zweite das Quadratum (Ambos), das dritte und vierte endlich das Lig. suspensorio-stapediale (Symplecticum = Os lenticulare) sowie die Columella (Hyomandibulare = Stapes) vorstellt.

Dass Amphiuma, Ellipsoglossa, Ranodon und Salamandrella durch die unmittelbare Verbindung der Columella mit einem Fortsatz des Quadratum, welches letzteren viele Urodelen,

wenn auch oft in geringerer Ausprägung besitzen, eine viel tiefere fischähnlichere Stufe einnehmen, glaube ich in dem speciellen Theil dieser Arbeit zur Genüge dargethan zu haben.

Unerklärlich ist mir dabei geblieben: jener bei Siren, Menopoma, Cryptobranchus, Ellipsoglossa, Ranodon, Salamandrella, Amblystoma und einigen Tritonen vorkommende, auf den betreffenden Abbildungen mit *HF* bezeichnete Fortsatz an der hinteren Circumferenz des Gelenkendes vom Quadratum. Da sich mit ihm constant das proximale Ende des Hyoidbogens durch Bandmasse verlöthet, so könnte man sich zu der Annahme verleitet fühlen, in ihm eine von letzterem abgetrennte und mit dem Quadratum secundär verbundene Portion zu erblicken. Da jedoch keine anderen Differenzirungsproducte des Zungenbeinbogens bekannt sind, als das Symplecticum und das Hyomandibulare, so wäre an diese beiden, oder vielleicht nur an das erstere davon zu denken. Obgleich es mir nun viel wahrscheinlicher dünkt, dass wir diese Knochen in dem oben beschriebenen schallleitenden Apparat zu erblicken haben, so sind mir doch hin und wieder Zweifel darüber gekommen und ich möchte deshalb die Aufmerksamkeit der Fachgenossen ganz besonders auf den betreffenden Fortsatz des Quadratum lenken und ihn zu weiterem, namentlich entwicklungsgeschichtlichem Studium empfehlen.

Bei Beschreibung der Labyrinthkapseln habe ich es womöglich immer vermieden, von einem *Os prooticum*, *opisthoticum* etc. im Sinne HUXLEY's zu reden und habe dafür absichtlich immer den Namen *Regio prootica* etc. gebraucht. Ich wollte damit ausdrücken, dass sich diese Knochenzonen nicht als eigentliche, gut individualisirte Knochen auffassen lassen, sondern dass es sich nur um zwei Ossificationscentren in hyaliner Grundsubstanz handelt, wovon das eine vom Foramen Trigemini, das andere vom Foramen Vagi ausgeht. In ersterem haben wir das *Os prooticum*, im letzteren das *Os opisthoticum* (*epioticum*?) und *Occipitale laterale* der Teleostier zu erblicken. Ein *Os occipitale basilare* und *supraoccipitale* (*Squama ossis occipitis*) existirt nicht bei den Urodelen; an ihrer Stelle findet sich, wie oben erwähnt, nur eine dorsale und ventrale Knorpelcommissur, für die ich ihrer topographischen Verhältnisse halber den Namen *basi- und supraoccipitale Knorpelspange* vorschlagen möchte. In der ersteren ist jedenfalls das *basi-sphenoidale* Element des Schädels der anderen Wirbelthiere mit vereinigt.

Dass der Name *Orbito- und Alisphenoid* nichts besagen will, als *Regio anterior und posterior* der RATHKE'schen Schä-

delbalken, ist längst bekannt und ich brauche darüber keine weiteren Worte zu verlieren. An eine directe Parallelisirung dieser Bezirke mit dem Kopfskelet der Säugethiere ist nicht zu denken, da es sich bei der Lage der hier durchbrechenden Hirnnerven um dieselbe Inconstanz handelt, wie bei dem Olfactorius, der, wie wir gesehen haben, bei seinem Durchtritt zu den allerverschiedensten Schädelelementen in Beziehung treten kann. — Dass die Deckknochen der Schädeloberfläche in letzter Instanz genetisch ebensogut auf eine Conerescenz der Sockel von Hautzähnen zurückzuführen sind, wie diejenigen der Mundhöhle auf eine solche von Schleimhautzähnen, hat O. HERTWIG (l. c.) erst neulich aufs Schlagendste bewiesen.

Zwischen ihnen und den gleichnamigen Bildungen der höheren Thier-Typen lassen sich viel leichter Homologieen erkennen, als dies bei den obgenannten Schädelregionen der Fall ist.

Die histologischen Verhältnisse der Zähne, sowie des ganzen Kopfskelets der Urodelen sind von O. HERTWIG in so vortrefflicher Weise berücksichtigt, dass es überflüssig wäre, auch nur ein einziges Wort hinzuzufügen. Dagegen möchte ich nicht unterlassen, eine kurze Bemerkung über diejenigen der Wirbelsäule beizufügen.

### **Chorda und Columna vertebralis.**

Seit man gelernt hat, den Schädel nicht als eine Bildung sui generis, sondern als eine Summe von Metameren im Sinne von Wirbeln zu betrachten, ist es Aufgabe jedes Forschers, der sich mit der Anatomie desselben beschäftigt, auch der Columna vertebralis seine Aufmerksamkeit zuzuwenden.

Damit hat GEGENBAUR für die Amphibien und Reptilien den Anfang gemacht und konnte für die ersteren speciell folgende Grundzüge feststellen:

Während bei den Phanero- und Cryptobranchiaten der intervertebrale Knorpel nur eine sehr geringe Entwicklung zeigt, so dass die Chorda wie bei den Fischen von ihm nur wenig oder auch gar nicht eingeschnürt wird, kommt letzterer bei den Salamandern und Tritonen zu immer stärkerer Entfaltung. Die Folge davon ist, dass man bei den letzteren von einem intravertebralen, bei den ersteren von einem intervertebralen Wachsthum der Chorda sprechen kann.

Im Larvenstadium handelt es sich jedoch auch bei den höheren



Formen der Urodelen um eine intervertebrale Ausdehnung der Chorda. Während es sich bei Phanero- und Cryptobranchiaten um keine intervertebrale Gelenkbildung handelt, beobachten wir eine solche bei den Salamandern und Tritonen, obgleich letztere noch keine vollkommene genannt zu werden verdient, »indem nur an einzelnen Stellen sich eine Trennung der Gewebe bemerklich macht, an den übrigen aber Pfanne und Gelenkkopf durch die Grundsubstanz des sie bildenden Knorpels zusammenhängen«. Weit vollständiger ist die Gelenkbildung der Anuren, wo wie bei Salamandern und Tritonen die Chorda intravertebral persistirt, falls sie nach längerem Bestande nicht endlich ganz schwindet.

Meine eigenen, allerdings nur nebenbei angestellten Studien über die Wirbelsäule der Urodelen haben mir ergeben, dass wir auch unter den erwachsenen Salamandriden Formen begegnen, welche eine Erhaltung der Chorda zeigen, die derjenigen der Phanero- und Cryptobranchiaten nicht nur gleichkommt, sondern sie an massiger Anlage noch übertrifft. Ein Blick auf den Holzschnitt *A*, welcher einen Längsschnitt durch die Wirbelsäule von *Ranodon*, oder, was wegen der absoluten Uebereinstimmung zwischen beiden Thieren gleich viel heissen will, durch diejenige von *Ellipsoglossa* darstellt, lehrt uns, dass die Chorda als beinahe ganz gleichförmig breites Band durch die Wirbelsäule hindurchzieht. Eine kaum bemerkenswerthe Einschnürung findet sich zwischen dem äusserst dünnen Intervertebralknorpel (*Ivk*), eine stärkere, aber lange nicht derjenigen der Coecilien, der Phanero- und Cryptobranchiaten gleichkommende existirt intravertebral. An derselben Stelle finden sich einige Knorpel- und Fettzellen, die aber gewöhnlich kein vollständiges, den Wirbelkörper in zwei Hälften trennendes Querband erzeugen, wie man dies bei den Coecilien und den zwei niedersten Tribus der Urodelen beobachtet (*Ck*).

In der Mitte zeigt die Chorda, ganz ähnlich wie dies GEGENBAUR von *Menobranchus* beschrieben und abgebildet hat, ein streifiges Aussehen, was darauf beruht, dass die Zellen an dieser Stelle wie gedrückt erscheinen und



in Folge dessen ein abgeplattetes, spindelförmiges Aussehen besitzen.

Die der Chorda in grosser Strecke direct aufliegenden Knochenhülsen (*K*) der Wirbelkörper sind, abgesehen von dem Ursprungspunct der Rippen, papierartig dünn, wie dies sonst nirgends in der Amphibienwelt beobachtet wird. In Folge der nur geringen intravertebralen Einschnürung tritt die den Phanero- und Cryptobranchiaten-Wirbeln zukommende Doppelkegelform sehr in den Hintergrund. Die so beschaffene Wirbelsäule, die ich nur an ganz ausgewachsenen, geschlechtsreifen Thieren studirt habe, muss eine eminente Weichheit und Elasticität besitzen und man begreift kaum, wie ein solches Axenskelet Thieren von der Grösse eines Ranodon eine genügende Stütze gewähren kann.

Die mit Ranodon und Ellipsoglossa im Allgemeinen so nahe verwandte Gattung Salamandrella zeigt merkwürdigerweise schon eine viel stärkere Beschränkung des Chorda-Wachsthumes und stimmt am meisten mit dem Axolotl überein.

Zwischen diesen eben beschriebenen Formen und den eigentlichen Salamandern und Tritonen bildet das Verhalten der Chorda der übrigen lechriodonten Urodelen ganz allmälige Uebergänge. Man kann hier, genau genommen, weder von einem inter- noch intravertebralen Wachsthum der Chorda sprechen, vielmehr handelt es sich an beiden Puncten um eine sehr bedeutende Einschnürung derselben, und die aufgetriebenen Stellen liegen dazwischen. Am schönsten ausgeprägt zeigt sich dieses Verhalten bei der Gattung Amblystoma, die mich hinsichtlich ihrer Stellung zu Siredon pisciformis in ganz besonderem Grade interessirt hat. Der Hauptunterschied zwischen beiden liegt in der viel stärkeren Entwicklung des intervertebralen Knorpels einer- und der viel bedeutenderen intravertebralen Einschnürung der Chorda von Amblystoma andererseits. Ersteres bildet einen Uebergang zu den Salamandern, Tritonen und Anuren, während Letzteres das Verhalten der Phanero- und Cryptobranchiaten sogar in typischerer Ausprägung zeigt, als dies beim Axolotl der Fall ist.

Der Holzschnitt *B* stellt einen Längsschnitt durch die Columna vertebralis eines ausgewachsenen Amblystoma tigrinum dar und man sieht bei *Ik* den Intervertebralknorpel und bei *S* die intravertebrale Einschnürung der Chorda, welche letztere an dieser Stelle ein streifiges, faseriges Ansehen gewinnt, ohne dass von einer Knorpelentwicklung etwas zu entdecken wäre. Der Intervertebralknorpel greift als

continuirliche Masse immer auf je zwei Wirbel über; von einer Differenzirung desselben in zwei Abschnitte, als Ausdruck einer beginnenden Gelenkbildung ist nichts wahrzunehmen.

Diesem Verhalten begegnen wir erst bei *Gyrinophilus*, allen *Plethodonten* und *Speirpes*-Arten sowie bei *Anaides*. Ich habe dies von *Gyrinophilus* auf dem Holzschnitt *C* dargestellt und man erblickt den ersten, zweiten und den Anfang des dritten Wirbels I, II, III.

Der Intervertebralknorpel (*Ivk*) hat eine sehr bedeutende Ausdehnung erreicht und die Chorda ist in Folge dessen viel stärker eingeschnürt, als bei den *Amblystomen*; zugleich zieht sich die Knorpellage bis zur Mitte des Wirbelkörpers herein, so dass es sich nirgends mehr um eine directe Berührung zwischen der äusserst dünnen Knochenwand (*K*) und der Chorda handelt.

Die intravertebrale Einschnürung der letzteren ist kaum etwas stärker als dies GEGENBAUR vom *Axolotl* abgebildet hat und hier wie dort zeigt sich eine Umwandlung des Chorda-Gewebes in grosszelligen Hyalinknorpel (*Ch*). Die Durchschnürung des Intervertebralknorpels zur Differenzirung eines Gelenkkopfes und einer Pfanne ist noch keine ganz vollständige; überall bleibt ein Zusammenhang in Form eines schmalen Knorpelbandes (\* \*) bestehen.

Auch dieses schwindet endlich bei *Salamandrina persp.*, Holzschnitt *D*, so dass man nicht erst, wie man bis jetzt annehmen zu müssen glaubte, in der Reihe der *Anuren* einer wirklichen Gelenkbildung d. h. einer vollständigen Vertheilung des intervertebralen Knorpels auf zwei Wirbel begegnet.

Ebensowenig bleibt bei dem italienischen Molch wie bei den ungeschwänzten *Batrachiern* irgend eine Spur der Chorda im interverte-

Fig. 4.

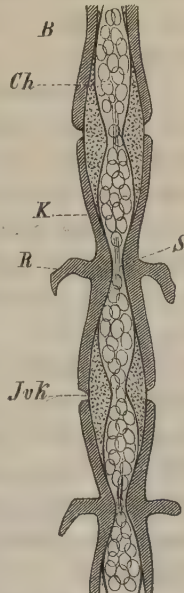
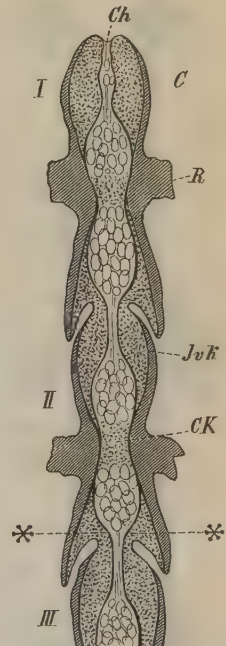


Fig. 5.

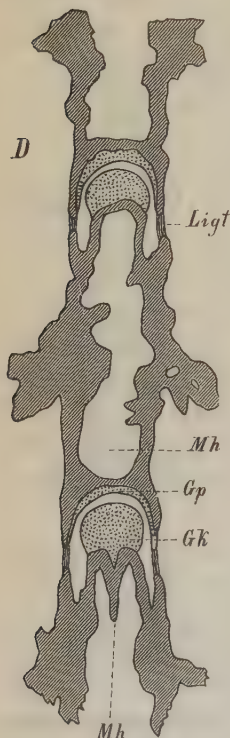




bralen Knorpel resp. in dem aus diesem hervorgegangenen Gelenkknorpel bestehen.

Eine weitere Ähnlichkeit mit den Anuren besteht in dem nahezu vollständigen zu Grundegehen der Chorda, welche sich nicht wie bei allen übrigen Formen der Urodelen in Knorpel umwandelt, sondern einer zerklüfteten Markraumbildung Platz macht, von welcher der ganze Wirbel durchsetzt wird (*Mh*).

Fig. 6.



Nur intravertebral zeigen sich einige, ihrem vollständigen Zerfall nahestehende und nur schwer noch zu erkennende Chorda-Reste. Auch von ihnen vermochte ich an einigen Wirbeln Nichts mehr zu entdecken. Zur weiteren Vervollkommenng der freien Gelenkbildung treten deutliche Intervertebral-Ligamente (*Ligt*) auf.

Wie dieses Verhalten nicht nur zu den Anuren, sondern auch zu den Reptilien und Vögeln hinüberleitet, hat GEGENBAUR zur Evidenz bewiesen und die von mir schon früher geäußerte phylogenetische Auffassung von Salamandrina erfährt dadurch eine weitere Rechtfertigung.

In Anbetracht der bei den Urodelen im Allgemeinen auf sehr primitiver Stufe verharrenden Chorda einer- und des eine niedrige Stufe documentirenden Schädelcharacters an-

dererseits muss es sehr befremdlich erscheinen, dass es mir nur bei *Menobranchus* gelang, Spuren von jener zwischen Parasphenoid und dem basi-occipitalen resp. basi-sphenoidalen Knorpel nachzuweisen. Von dem Auftreten der Chorda im Schädel der Urodelen-Larven habe ich GEGENBAUR gegenüber nichts Weiteres zu erwähnen und ich führe deshalb seine eigenen Worte an: »Hinsichtlich des Verhaltens der Chorda im Schädel finde ich, dass sie bei jüngeren Larven vom hinteren Theil des Basilarknorpels an, sich allmählig verdünnend bis in die Mitte zwischen beiden Felsenbeinen verläuft, wo sie etwa dem vorderen Rande der letzteren entsprechend zugespitzt endet<sup>1)</sup>).

<sup>1)</sup> Hier und da begegnete ich einer keulenförmigen Auftreibung des Vorderendes.



Scheide und Zellen sind von der nämlichen Beschaffenheit, wie am Rückgrate. Bemerkenswerth ist, dass mit dem Entstehen einer homogenen Knochenlamelle an Rückgratwirbeln auch die gesammte Schädelchorda von einer solchen umschlossen wird. Im hinteren Schädeltheile der Chorda, jenem, welcher in dem zum Occipitale basilare sich gestaltenden Knorpel eingebettet ist, entwickeln sich Knorpelzellen, wie in den Körpern anderer Wirbel; einzelne treten auch vorn auf.

Der Verlauf der Chorda erfolgt nicht in geradliniger Richtung, sondern bildet einen nach oben zu etwas convexen Bogen. Die Chorda tritt nämlich, nachdem sie im Occipitale basilare in der Mitte liegt und eine dickere Knorpellage eher über sich als unter sich liegen hat, allmähig nach oben und liegt dann im Schädelcavum in einer erhabenen Rinne des Knorpels, die nach hinten wie nach vorn sich vertieft und durch letzteres die Chorda wieder in den Knorpel sich einsenken lässt. Das vordere Ende der Chorda ist so wieder seitlich und unten von Knorpel begrenzt, verliert aber nach und nach die untere Knorpelumwandung und wird schliesslich oben und unten nur von einer dünnen Bindegewebsschicht überdeckt, seitlich und vorn aber vom Knorpel umschlossen.

Es entspricht dieses Verhalten dem nach vorn verdünnten Primordialschädel, dessen Dickendurchmesser vorn nicht mehr hinreicht, die Chorda auch nur von einer Fläche her zu überdecken.

Das Ende des Schädelrestes der Chorda wird theils durch Resorption, theils Ueberführung in Knorpel, und damit allmähige Assimilierung mit dem benachbarten Gewebe des Primordialcraniums herbeigeführt. Dabei spielt auch das Wachsthum des Schädels selbst eine Rolle, indem dadurch die Chorda immer weiter nach hinten gedrängt wird. Im Schädel ausgebildeter Salamander und Tritonen war die Chorda spurlos verschwunden.«

---

### Allgemeine Ergebnisse und Reflexionen.

Die auf den vorliegenden Blättern geschilderten anatomischen Verhältnisse des Kopfes der geschwänzten Amphibien sind wohl dazu geeignet, den Zusammenhang der einzelnen Glieder sowohl unter einander als auch ihre Stellung im Wirbelthierreich etwas näher zu präcisiren.

Versucht man die einzelnen Urodelen-Formen von einander ab-

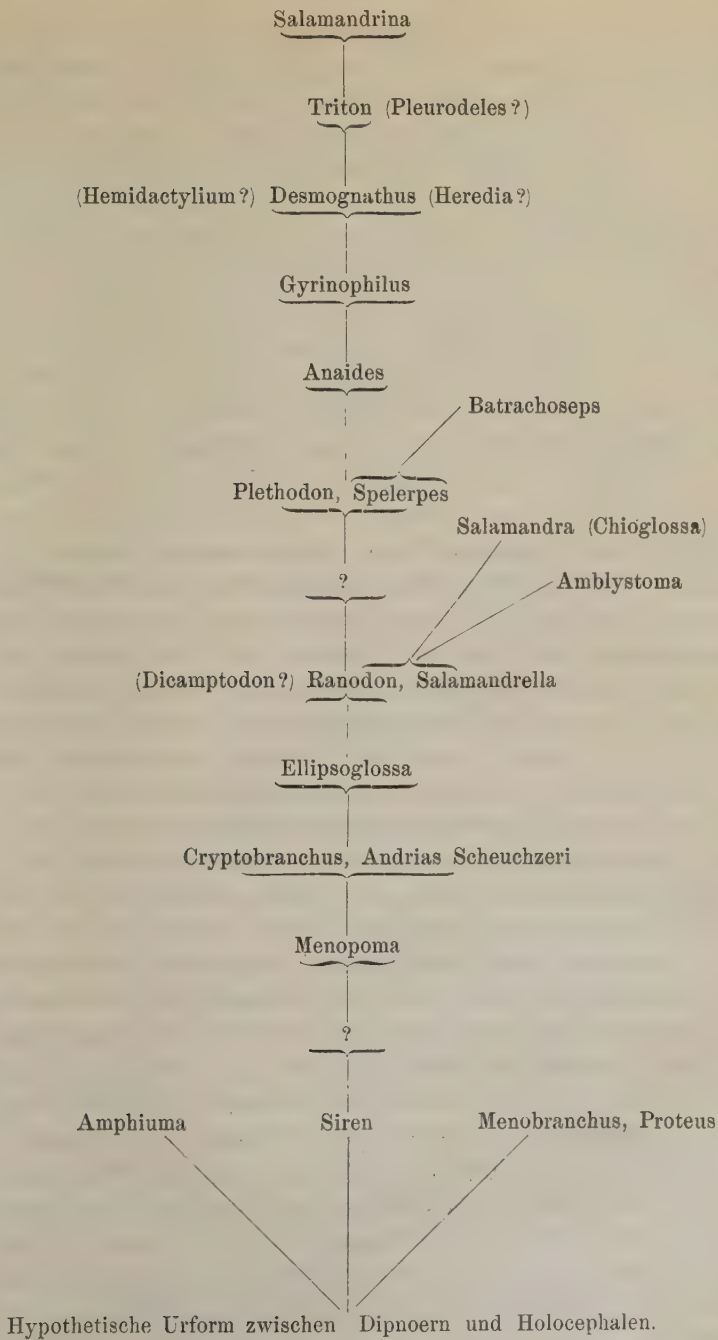
zuleiten, so sieht man bald ein, dass dies keine so einfache Aufgabe ist, ja dass gerade zwischen den zwei niedersten Tribus und der höchsten eine Kluft besteht, die man vergeblich mit den heute lebenden Repräsentanten dieser Ordnung auszufüllen bestrebt sein wird. Wenn sich auch in vielen Stücken eine Aehnlichkeit zeigt, so ist man doch nicht im Stande, gerade die charakteristischsten Glieder der Phanero- und Cryptobranchiaten auf eine einzige Stammform zurückzuführen. Man ist vielmehr gezwungen, drei vollständig von einander getrennte Wurzeln des Urodelenstammes anzunehmen und diese in einer hypothetischen Urform zu vereinigen, welche zwischen den Dipneusten und Holocephalen die Mitte hält. Eine solche ist uns aber nicht erhalten; wir können sie deshalb nur in Gedanken construiren und ihre Auffindung in den Schichten unserer Erdrinde als *pium desiderium* bezeichnen.

Von den drei von mir angenommenen Wurzeln führt die eine zu *Menobranchus* und *Proteus*, die zweite zu *Amphiuma* und beide endigen auch damit. Diese zwei Typen zeigen in ihrem Schädelbau so viel Besonderes, dass sie sich weder auf einander, noch auch auf Siren und die beiden andern Cryptobranchiaten beziehen lassen. Anders verhält es sich mit der dritten Wurzel, wobei Siren in Frage kommt.

Wenn wir auch von hier aus an keine directe Ableitung von *Menopoma*, *Cryptobranchus* und den Salamandriden denken können, sondern noch eine oder mehrere Zwischenformen postuliren müssen, so finden wir doch bei Siren viel eher die Grundzüge ausgeprägt, wie sie uns auch im Kopfskelet der obgenannten Urodelen entgegen treten.

Von *Menopoma* und *Cryptobranchus* resp. von dem mit letzterem identischen *Andrias Scheuchzeri* (Oeningen) an lässt sich der Hauptstamm bis zu den höchst entwickelten Salamandriden hinauf mit geringen Unterbrechungen weiter verfolgen.

Zunächst den eben genannten Cryptobranchiaten steht *Ellipso-glossa* und daran reiht sich *Ranodon*, *Salamandrella* und wahrscheinlich auch *Dicamptodon*. Als Seitensprossen gehen davon ab: die *Amblystomen*, die Gattung *Salamandra* und *Chioglossa*. Nun fehlt im Hauptstamm wieder das Bindeglied zu den *Spelerpes*-Arten und *Plethodon*; sind letztere aber einmal erreicht, so ist man im Stande durch *Anaïdes*, *Gyrinophilus* und *Desmognathus* hindurch einen ganz allmäligen Uebergang bis zu den Tritonen und *Salamandrina* hin zu verfolgen.



Wie alle Salamandriden in letzter Linie auf einen Ursprung von Urodelen zurückweisen, die in ihrem Schädelbau die Eigenthümlichkeiten der Phanerobranchiaten besitzen, oder besessen haben, ersieht man am besten aus der Entwicklungsgeschichte. Man kann behaupten, dass in keiner Wirbelthierklasse das biogenetische Grundgesetz eine solch ausgedehnte und fruchtbare Anwendung findet, wie in der der Amphibien. Man denke an die Stellung des Suspensorium, die Ossifications-Weise des Labyrinths und der Schädelbalken, an das Zahnskelet in seiner Stellung am Schädelgrund, an die ein- resp. zweispitzige Form der Zähne, die paarige Anlage des Zwischenkiefers u. s. w. Dahin gehört auch noch das in der Ontogenese und Phylogenese in gleicher Weise sehr spät auftretende Maxillare, Praefrontale und Nasale, sowie endlich die ursprünglich in der Vierzahl angelegten Knochen des Unterkiefers und der Kiemenapparat mit seinem fünffachen Bogensystem.

Die nahen Beziehungen der Phanerobranchiaten zu den Plagiostomen und Dipneusten beruhen namentlich auf der ausgedehnten Erhaltung des Primordialschädels, der Stellung des Suspensorium und Gaumenbogens, der seitlichen Stellung der direct unter der Haut liegenden Nasenkapseln, der unterständigen Nasenöffnungen, und dann vor Allem auf der Vertheilung der Kopfnerven, welche gestattet, die von GEGENBAUR am Selachierschädel gewonnenen Resultate direct auf die Urodelen zu übertragen.

Dazu kommt als weitere, bedeutende Stütze für das hohe Alter dieser Thiergruppe die Thatsache, dass gerade bei den niedersten Formen nicht nur ein Theil, sondern das ganze Schädelrohr von der phylogenetisch ältesten Knochenform, nämlich von Deckknochen auf eine grössere oder kleinere Strecke einzig und allein gebildet sein kann.

Demselben Verhalten begegnen wir auch bei Protopterus, wo das Fronto-parietale in gleicher Weise innerhalb der ebenfalls ganz hyalinen, mit dem Palato-quadratknorpel verschmolzenen Trabecularia senkrechte Fortsätze zum lateralen Parasphenoid-Rand hinabschickt, wie wir dies bei Menobanchus und Proteus constatiren konnten. Eine weitere Aehnlichkeit zwischen den Dipneusten und Menobanchus liegt in der Vereinigung der Vorderenden der seitlichen Schädelbalken zu einer ethmoidalen Basal-Platte, welche sich hier jedoch weiter nach vorn mit dem keilartigen hyalinen Nasenseptum vereinigt. Im letztgenannten Punkte weichen also beide Thiere von einander ab, was auch namentlich für die Configuration des Parasphe-



noids aufrecht zu erhalten ist. Während nämlich letzteres bei *Menobranchus* und allen übrigen Urodelen eine in gleichmässiger Horizontalebene verlaufende oft weit in den ethmoidalen Schädelbezirk sich hinein erstreckende Knochenlamelle darstellt, finden wir es bei *Protopterus* schon weit hinter der vorderen Vereinigungsstelle der Palato-quadrata quer abgestutzt. Der zwischen den letztgenannten Knochen und seinem Vorderrand gelegene Raum wird von der ethmoidalen Trabekular-Lamelle (*Praesphenoid*) ausgefüllt und zwar ist diese unter scharfem Winkel von der Ebene des *Parasphenoids* abgelenkt und erstreckt sich nach vorn und aufwärts.

In dieser »Basalecke« (*GEGENBAUR*) erkennen wir einen von den Selachiern vererbten Zustand, der sich auf die Amphibien nicht fortsetzt.

Die Petroso-occipital-Gegend mit ihrer basi- und supraoccipitalen Knorpellamelle sammt dem ganz hyalinen Labyrinth<sup>1)</sup> zeigen mannigfache Uebereinstimmungen mit den Verhältnissen der *Phanerobranchiaten*; es ist aber durch die discrete Anlage einer Anzahl von oberen Bogenstücken viel deutlicher der Zerfall in Metameren ausgedrückt, als wir dies selbst bei Selachiern beobachten.

Ich hoffe, dies in einer besonderen Arbeit weiter verfolgen zu können.

Ich möchte noch einmal an dieser Stelle auf die für alle Urodelen ohne Ausnahme geltende Art der Ossification, welche ich, weil vom Perichondrium ausgehend, als eine perichondrostotische bezeichnet habe, aufmerksam machen. Ich glaube zur Anwendung dieses Namens aus den in der Einleitung dargelegten Gründen berechtigt zu sein und kann darauf gestützt, einen weiteren Beleg für die *GEGENBAUR'sche* Ansicht beibringen, dass eine Grenze zwischen primären und secundären Knochen im Sinne *KÖLLIKER's* nicht zu ziehen ist.

Zum Schluss noch ein Wort über die fossilen Reste einiger Urodelen.

Im Mergel von Oeningen sind ausser dem von *TSCHUDI* und vielen Andern ausführlich beschriebenen *Andrias Scheuchzeri* noch drei Urodelen gefunden worden: *Polysemia ogygia*, *Triton noachicus* und die zu den Proteiden gehörige *Orthophylax*.

Der Schädel des ersteren ist gut, der des letzteren schlecht er-

<sup>1)</sup> Eine mediale Knorpelwand fehlt jedoch der Gehörkapsel. Vergl. die *Telostier*.

halten. Beide sind echte Tritonen, wofür bei jenem ein wohlausgebildeter Tympano-Frontalbogen, bei diesem der deutlich ausgeprägte opisthocoele Wirbeltypus spricht. H. v. MEYER sieht Polysemia für einen »Proteiden« an, was ich nach dem oben Mitgetheilten entschieden bestreiten muss. Er scheint sich dabei auf den nicht erhaltenen Carpus und Tarsus zu stützen, der wohl aus Hyalinknorpel bestanden haben mag. Letztere Thatsache kann ich aber nicht als massgebend betrachten, da ich auch bei Triton torosus diese Theile unverknöchert finde, während andererseits bei gewissen Spelerpes-Arten (»Spelerpes minimus: Spengel) Ossificationen im Hand- und Fusswurzelskelet vorkommen.

Unerklärlich sind mir bei Polysemia zwei weite, hinter den äusseren Nasenlöchern liegende Oeffnungen; vielleicht beruhen sie auf einem Mangel des Praefrontale. Was für beide Schädel charakteristisch ist, das ist die ausserordentliche Breite des Schädels und die rein transversell gestellten Suspensoria; der Schädel erhält dadurch etwas Krötenartiges. Polysemia ist nur halb so gross wie unser gefleckter Landsalamander und kommt nach H. v. MEYER zusammen mit dem Palaeobatrachus Goldfussi vor. Der Triton noachicus mochte etwa die Hälfte der Körperlänge unseres Kammsalamanders erreichen; er besass ausnehmend lange Rippen mit jenen Hakenfortsätzen, die ich von Salamandrina beschrieben habe.

Einen noch breiteren Schädel als diese beiden Arten besass die in der Braunkohle des Nieder-Rheines sich findende Salamandra laticeps. Auch hier stehen die Suspensoria weit nach aussen und neigen sich zugleich nach hinten, und der Carpus und Tarsus sind wohl verknöchert. Eine genaue Beurtheilung des Schädels wird durch die schlechte Erhaltung desselben unmöglich gemacht.

Von dem im Basalt-Tuff Böhmen's entdeckten Triton basalticus ist der Schädel nicht erhalten; die enormen Processus spinosi der Wirbel lassen auf einen doppelt so hohen Ruderschwanz schliessen, als ihn unser Triton cristatus besitzt.

Interessanter und besser erhalten ist der im März 1875 von A. GAUDRY beschriebene und neuerdings auch, wie oben bemerkt, in Thüringen massenweise aufgefundene Protriton petrolei aus dem »Roth-Todtliegenden«. Ich habe ihn auf Fig. 80 und 90 nach der Abbildung GAUDRY's copirt in vergrössertem<sup>1)</sup> Maassstab,

<sup>1)</sup> Die grössten Exemplare messen nicht über 35—45 Millimeter.

indem ich meinen Wunsch, die betreffenden Steinplatten zu eigener Untersuchung zu erhalten, bis jetzt nicht befriedigen konnte.

Was bei Betrachtung dieses merkwürdigen Thieres vor Allem in die Augen fällt, ist der breite Kopf und die verkümmerte Wirbelsäule, welche den Rumpf nur um wenige Millimeter überragt. In ersterem erkennen wir fast bis in's Einzelste den Habitus des Anureschädels, das kreuzförmige Parasphenoid, das Quadrato-jugale, das Pterygoid etc. und auch die enorm breite<sup>1)</sup> hinten beinahe ganz quer abgestutzte Form des Schädels im Allgemeinen weist auf's Entschiedenste darauf hin. Der Vomer erinnert, was GAUDRY mit Recht hervorhebt, viel mehr an denjenigen der Urodelen. Alles dieses ist an der von GAUDRY nach acht Individuen construirten theoretischen Figur 80 deutlich zu erkennen. Becken- und Schultergürtel blieben ihrer schlechten Erhaltung wegen ganz unberücksichtigt.

Das Aussehen der in der Zahl 29 vorhandenen Wirbel weist auf einen sehr primitiven Zustand hin, in welchem ursprünglich das Chorda- und Knorpelgewebe eine grosse Rolle gespielt haben mag. Differenzirte Rippen sind nicht vorhanden, man bemerkt vielmehr nur äusserst feine, wie bei den Anuren mit den Wirbeln synostotisch verlöthete Seitenspangen = Processus transversi. Ich begreife deshalb nicht, warum GAUDRY von »salamanderähnlichen« Rippen spricht. Seine Abbildungen berechtigen nicht dazu.

Vorder- und Hintergliedmassen stimmen fast vollständig miteinander überein und messen 10 — 12 Mm. in der Länge; ihre Knochen sind sehr einfach und es existirten wohl früher bedeutende Knorpel-Apophysen, wie auch das Fehlen von versteinerten Carpal- und Tarsal-Elementen darauf hinweist, dass diese Theile knorpelig angelegt waren. Interessant ist die an Salamandrina, Batrachoseps, Salamandrella, Hemidaetylum und Menobanchus erinnernde Vierzahl der Zehen.

Wir sehen uns somit in diesem Thier einen Sammeltypus erhalten, der für die Descendenztheorie einen nicht zu unterschätzenden Werth besitzt, indem er uns die bis dato vergeblich gesuchte Brücke zwischen den beiden Hauptordnungen der Amphibien und Urodelen vor Augen führt. Wo wir den Abgang dieses Seitenzweiges an dem oben aufgestellten Stammbaum der Urodelen zu suchen haben, wage ich nicht zu entscheiden. So viel aber kann ich mit Bestimmtheit

---

<sup>1)</sup> Der Schädel misst von rechts nach links 10, von vorn nach hinten 7 Millimeter.

erklären, dass wir dabei nicht an die Spelerpes- und Tritonen-Arten. sondern vielmehr an die Gattungen *Ranodon* oder *Amblystoma* zu denken haben. Dafür spricht die ganze Anlage des Schädels. wie auch die der Wirbelsäule. Mag es sich damit so oder so verhalten, jedenfalls lernen wir daraus die goldene Regel, in Aufstellung von Stammbäumen d. h. in Ableitung der Thierformen von einander die äusserste Vorsicht und Gewissenhaftigkeit zu beobachten und dabei nicht zu vergessen, dass ein einziger palaeontologischer Fund im Stande sein kann, das in übergrosser Eile aufgeführte. luftige Gebäude umzustürzen. Einer fernen Zukunft erst mag es vorbehalten sein, die Tausende von begrabenen Organismen an's Tageslicht zu ziehen und sie nach strenger Prüfung in die unendliche Kette der Thierformen richtig einzufügen. Erst wenn dieser Schluss erreicht ist, mag Vieles, was wir bis jetzt kaum hypothetisch erschliessen, ja oft nur ahnen können. in seinem vollen Umfang erfasst, verarbeitet und begriffen werden.

Freiburg i. B., im Januar 1877.

---



## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXIV.

- Fig. 78. Frontalschnitt durch den Vorderkopf von *Salamandrella* wodurch genau die Grenze der Ethmoidal-Region getroffen ist.  
 Fig. 79. Der nächste Frontalschnitt nach hinten zu.  
 Fig. 80. Restaurirter *Protriton petrolei*. Copie nach A. GAUDRY, dessen Bezeichnungen der einzelnen Schädelknochen ich beibehalten habe. Sie erklären sich von selbst.

Links von der Lendenwirbelsäule ist ein Stück der Wirbelsäule von der Seite dargestellt, woran man leicht die biconcave Natur der einzelnen Wirbel erkennt.

- Fig. 81. Frontalschnitt durch die *Regio nasalis* von *Plethodon glutinosus*.  
 Fig. 82. Frontalschnitt durch den Kopf desselben Thieres weiter nach rückwärts, unmittelbar vor dem ethmoidalen Bindegewebsvorhang.  
 Fig. 83.) Frontalschnitte durch den hintersten Bezirk der Labyrinthgegend von  
 Fig. 84.) *Triton alpestris*.  
 Fig. 85. Frontalschnitt durch die *Regio nasalis* von *Salamandrella*.  
 Fig. 86. Frontalschnitt durch den Beginn der Hirnkapsel desselben Thieres.  
 Fig. 87. Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat von einem mexicanischen *Spelerpes* (spec?).  
 Fig. 88. Frontalschnitt durch die Schnauzengegend von *Salamandrella*.  
 Fig. 89. Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat von *Triton viridescens*.  
 Fig. 90. *Protriton petrolei* von oben. Stark vergrößert. Copie nach A. GAUDRY.  
 Fig. 91. *Triton torosus*  
 Fig. 92. *Desmognathus fuscus* } Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat.  
 Fig. 93. *Plethodon glutinosus* }

### Tafel XXV.

- Fig. 94. Obere } Schädelansicht von *Batrachoseps attenuatus*.  
 Fig. 95. Untere }  
 Fig. 96. Seitliche Ansicht des knöchernen Schädelrohres von *Plethodon glutinosus*.  
 Fig. 97. Zusammenstoss der Frontalia und Vomeropalatina von *Triton viridescens*. Ansicht von vorn.  
 Fig. 98. Frontalschnitt durch den Internasal-Raum von *Salamandrella*.  
 Fig. 99. Untere Schädelansicht von *Gyrinophilus porphyriticus*.  
 Fig. 100. Frontalschnitt durch die Internasal-Gegend von *Plethodon*.  
 Fig. 101. Obere Schädelansicht von *Desmognathus fuscus*.

- Fig. 102. Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat von *Gyrinophilus*.  
 Fig. 103. Untere Schädelansicht von *Desmognathus fuscus*.  
 Fig. 104. Obere - - - *Anaides lugubris*.  
 Fig. 105. Seitliche - - - - -  
 Fig. 106. Untere - - - - -  
 Fig. 107. Unterkiefer desselben Thieres von der Innenseite.  
 Fig. 108. Knorpeliges Nasengerüst von *Spelerpes fuscus* von unten gesehen.  
 Fig. 109. Zusammenstoß des Frontale und Vomeropalatinum von *Triton viridescens*. Rechte Schädelhälfte von innen gesehen.  
 Fig. 110. Obere } Schädelansicht von *Triton cristatus*.  
 Fig. 111. Untere }

## Tafel XXVI.

- Fig. 112. Frontalschnitt durch die Regio ethmoidalis von *Salamandrina perspicillata*.  
 Fig. 113. Sagittalschnitt durch die Nasenhöhle desselben Thieres.  
 Fig. 114. Sagittalschnitt durch das Cavum intermaxillare von *Salamandrina perspicillata*.  
 Fig. 115. Frontalschnitt durch den Schädel desselben Thieres.  
 Fig. 116. Frontalschnitt durch die Regio quadrata des Schädels von *Plethodon glutinosus*.  
 Fig. 117 — 128. Frontalschnitte durch den Schädel von *Triton viridescens*; an der Schnauzengegend beginnend bis zur Regio quadrata. Das Nähere ergibt sich aus der Buchstabenerklärung.  
 Fig. 129. Frontalschnitt durch die Regio nasalis von *Plethodon glutinosus*.  
 Fig. 130. Ein ebensolcher Schnitt durch die Labyrinthgegend von *Triton alpestris*.

## Tafel XXVII.

- Fig. 131. Obere Schädelansicht von *Triton viridescens*.  
 Fig. 132. Frontalschnitt durch das Cavum intermaxillare von *Salamandrina persp.*  
 Fig. 133. } Eben solche Schnitte, wobei auch die Nasenhöhle in Betracht kommt.  
 Fig. 134. }  
 Fig. 135. Obere Schädelansicht von *Triton platycephalus* (*Euproctus Rusconii*).  
 Fig. 136. Untere Schädelansicht von *Triton viridescens*.  
 Fig. 137. } Frontalschnitte durch das Cavum intermaxillare von *Salamandrina persp.*  
 Fig. 138. }  
 Fig. 139. }  
 Fig. 140. Obere Schädelansicht von *Triton suberistatus*.  
 Fig. 141. Untere - - - *Triton platycephalus*.  
 Fig. 142. Seitliche - - - *Triton suberistatus*.  
 Fig. 143. Frontalschnitt durch den hintersten Bezirk des Cavum intermaxillare von *Salamandrina*.  
 Fig. 144. Obere Schädelansicht von *Triton torosus*.

# Ueber die Knospung der Salpen.

Von

**Prof. W. Salensky,**

in Kasan.

---

Mit Tafel XXVIII—XXX.

## 1. Einleitung.

Die morphologischen Erscheinungen bei der ungeschlechtlichen Vermehrung der Thiere überhaupt wurden bis jetzt viel weniger berücksichtigt als die bei der Entwicklung der Thiere aus dem Ei vor sich gehende. In den zahlreichen Arbeiten über Embryologie verschiedener wirbelloser Thiere findet man nur wenige Angaben über die Knospung oder über den Theilungsprocess der sich ungeschlechtlich vermehrenden Thiere. Nur in der letzten Zeit ist Dank den Untersuchungen über die Knospung einiger Bryozoen (NITSCHKE) und Ascidien (KOWALEVSKY, METSCHNIKOFF, GIARD etc.) die Entwicklung der inneren Organe der knospenden Thiere etwas genauer erforscht worden. Frühere Angaben betreffen hauptsächlich die äusseren Veränderungen, welche meistens an frischen Exemplaren ohne irgend welche Behandlung des Objects beobachtet wurden, und, obgleich diese Methode mitunter werthvolle Resultate gibt, kann sie ebenfalls Irrthümer veranlassen. Die Sorgfalt der Technik ist bei embryologischen Untersuchungen eine der wichtigsten Bedingungen eines guten Erfolges, und die Fortschritte der Embryologie während der letzten Decennien verdanken wir hauptsächlich den verschiedenen technischen Manipulationen, denen das Object unterzogen wurde und besonders der Untersuchung von Schnittserien.

Eines von den Objecten, an denen die Schnittmethode vortreffliche Resultate gibt, ist der Keimstock (stolo prolifer) der Salpen, an wel-

chem die Proliferation der Salpenketten vor sich geht. Derselbe stellt im ausgebildeten Zustande einen cylindrischen oder schnurförmigen Strang dar, welcher auf seiner ganzen Länge aus verschiedenen entwickelten paarig gestellten Salpenindividuen besteht. Die letztern sitzen wie bekannt quer dem Keimstocke auf und sind in den ersten Stadien ihrer Entwicklung im vordern Theile des Keimstocks so innig mit einander verbunden, dass sie keineswegs durch einfache Präparation von einander isolirt werden können. In diesem oberen Theile spielen sich jedoch die wichtigsten Bildungsvorgänge ab. Alle Organe der Kettensalpen differenziren sich in den Wänden des Keimstocks und die dabei hervortretenden complicirten histologischen Veränderungen können nur bei der Betrachtung gefärbter Querschnitte des Keimstocks verfolgt werden. Der complicirte Bau des Keimstocks lässt diese Veränderungen bei der Beobachtung frischer Salpenexemplare oder des isolirten Keimstocks in toto keineswegs wahrnehmen.

Indem ich hier die Wichtigkeit der Schnittmethode für die Untersuchung der Knospung von Salpen besonders hervorhebe, will ich damit keineswegs die Bedeutung der frischen Exemplare als Untersuchungsobjecte vollkommen in Abrede stellen. Im Gegentheil; sehr viele Erscheinungen, z. B. die Circulation des Blutes im Innern des Keimstocks etc., können nur an frischen Objecten studirt werden. Ausserdem können durch solche Untersuchungen sehr viele wichtige Thatsachen constatirt werden, was auch in der That durch bekannte Beobachter wie LEUCKART, ESCHRICHT, HUXLEY, VOGT und andere geschehen ist. Zu den Arbeiten dieser Forscher wollen wir nun übergehen, um aus den dabei sich ergebenden Fragen unsere Aufgabe kennen zu lernen.

Fast alle Beobachtungen über die Knospung der Salpen traten in dem sechsten Decennium unseres Jahrhunderts hervor. Wir verdanken unsere Kenntnisse über die Entwicklung der Kettensalpen denselben Beobachtern, welche auch viel für die embryonale Entwicklung der Salpen geleistet haben. Es sind namentlich ESCHRICHT, LEUCKART, HUXLEY, VOGT, H. MÜLLER, KROHN und KOWALEVSKY, welchen das Verdienst gebührt die Knospung der Salpen erforscht zu haben. Die ersten Angaben über die Knospung der Salpen rühren von ESCHRICHT her, während die früheren Beobachter wie CUVIER, CHAMISSO, QUOY, GAIMARD und MEYEN die wirkliche Bedeutung des Keimstocks nicht erfasst hatten.

ESCHRICHT war der erste, welcher nicht nur den Keimstock als knospenbildendes Organ der Salpen erkannte, sondern auch eine in



manchen Beziehungen richtige und sehr sorgfältige Beschreibung des Keimstocks und selbst des Knospungsprocesses gab. Leider war mir die ESCHRICHT'sche Abhandlung wegen sprachlicher Hindernisse in Originalschrift nicht benutzbar, daher verweise ich auf die deutsche Uebersetzung dieses Werkes <sup>1)</sup>. Das Hauptgewicht der ESCHRICHT'schen Untersuchungen liegt in dem Nachweise eines Rohres, welches die Verbindung der Keime untereinander vermittelt. In den Wänden dieses Rohres unterscheidet ESCHRICHT zwei Hüllen, von welchen er die äussere als vergängliche bezeichnet und die innere als quergestreifte. Die einzelnen Keime lässt ESCHRICHT durch Vereinigung von zwei Stücken entstehen, welche er als Knospen bezeichnet: einer Kugelnospe und einer Kernknospe; diese Angaben finden wir ausführlicher auch in späteren Untersuchungen. In der Kugelnospe bildet sich nach ESCHRICHT das Ganglion, die Kernknospe entspricht ihrer Lage nach dem hinteren Theile des Keimes und soll das Material für die Ausbildung desselben geben. Was die Entwicklung der Organe betrifft, so sei hier nur bemerkt, dass die Höhle des Stammrohres nach ESCHRICHT's Angaben mit den Athemhöhlen einzelner Salpenfötus in Verbindung stehen soll, — eine Angabe, welche ich nicht bestätigen kann.

Die Untersuchungen von KROHN <sup>2)</sup> sind speciell der Fortpflanzungs- und Entwicklungsgeschichte der Salpen gewidmet. KROHN gebührt das Verdienst zuerst die allerjüngsten Keimstücke der Salpen beobachtet zu haben. Er hat nachgewiesen, dass der Keimstock schon bei den auf geschlechtlichem Wege entstandenen Salpenembryonen sich entwickelt und dort in Form eines Rohres auftritt, auf welchem später die einzelnen Knospen während des selbständigen Lebens der solitären Salpe sich herausbilden.

In den Untersuchungen HUXLEY's <sup>3)</sup> begegnen wir einer Beschreibung und Abbildung der ersten Anlage des Keimstocks beim Salpenembryo sowie genauen Angaben über die Structur des Stammrohres. Nach HUXLEY sind die Salpenfötus durch ein cylindrisches doppelwandiges Rohr mit einander verbunden, welches auf seinem vorderen resp. inneren Ende mit dem Sinussystem in Verbindung steht. Er bestätigt somit die Ansicht, welche früher von KROHN ausgesprochen wurde und betrachtet das Stammrohr als ein Diverticulum des Sinussystem. Nach den Untersuchungen des berühmten englischen For-

<sup>1)</sup> Isis v. OKEN. 1842.

<sup>2)</sup> Ann. des sc. nat. 3<sup>me</sup> Série T. VI. pag. 110.

<sup>3)</sup> Philosoph. Transact. 1851. Bd. I. pag. 567.

schers soll das Stammrohr durch eine Scheidewand in zwei Canäle getheilt werden, welche in der hinteren Spitze des Keimstocks zusammenhängen. Diese letztere Angabe stimmt vollkommen mit den ESCHRICHT'schen Abbildungen überein, wo die Scheidewand, obgleich nicht vollkommen richtig, doch sehr deutlich abgebildet ist. Die Anlagen des einzelnen Fötus treten nach HUXLEY ebenfalls in Form von zwei Erhebungen hervor, welche er als Anlagen der Körperabtheilungen betrachtet. Die innere von diesen Erhebungen ist die Anlage des Nucleus resp. des hinteren Körpertheiles, die äussere des Ganglions resp. des vorderen Körpertheiles; — diese Anlagen sind jedoch von Anfang an mit einander verbunden.

Die Untersuchungen von C. VOGT<sup>1)</sup> geben wenig Aufschluss über den feineren Bau des Keimstocks. Er beschreibt den Keimstock gleichfalls als ein hohles Rohr, dessen Lumen durch zwei longitudinale Wülste getheilt ist, und unmittelbar vom Herzen das Blut empfängt. Die Entwicklung der Organe einzelner Salpen soll nach VOGT durch die Differenzirung der zuerst unförmigen Masse der Anlage vor sich gehen. Nach VOGT, in Uebereinstimmung mit HUXLEY sollen die beiden sogenannten Knospen (Kernknospe und Kugelknospe ESCHRICHT's) von ihrer Entstehung an mit einander verbunden sein.

Fast gleichzeitig mit den beiden letzten Arbeiten erschienen die Untersuchungen von LEUCKART<sup>2)</sup>, welche in manchen Beziehungen von beiden sich unterscheiden und eine ziemlich ausführliche Beschreibung der Knospung darstellen. Nach den Angaben dieses Forschers, welchem wir über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Salpen so viel verdanken, entsteht der Keimstock in Form eines buckelförmigen Vorsprungs der äusseren Zellschicht des Mantels und ist in dem Winkel zwischen dem Herz und dem »Oelkuchen« gelagert. Er stellt ein hohles hakenförmiges Gebilde dar und »nimmt in seiner Höhle den Blutstrom auf«. Der Blutstrom und die Vereinigung des Keimstockslumen mit dem Lacunensystem des Mutterthieres ist von LEUCKART ganz übereinstimmend mit den frühern Beobachtern beschrieben. Aber in Bezug auf die Structur des Keimstocks weicht LEUCKART von den Angaben der anderen Beobachter bedeutend ab, da er annimmt, dass der Keimstock (das Keimrohr) nur aus einer

---

<sup>1)</sup> Recherches sur les animaux inférieurs de la méditerranée Mém. de l'Institut Genevois. T. II.

<sup>2)</sup> Zoologische Untersuchungen. Zweites Heft. Giessen 1854.

einigen Zellenschicht (»Substanzlage«) besteht. Er hielt auch die Angabe von HUXLEY, dass das Keimrohr der Salpen durch eine Scheidewand in zwei nebeneinander liegende Gänge getheilt ist, für unrichtig. Dagegen bestätigt LEUCKART die Angaben von ESCH-  
RICHT in Bezug auf die Entstehung der Kettensalpen aus zwei isolirten Anlagen und stellt als Regel auf, dass »die Salpen durch die Verschmelzung von je zwei Knospen an dem Keimrohr der Ammen ihren Ursprung nehmen«. Das Verhältniss der beiden LEUCKART'schen Knospen zu den sich später herausbildenden Körpertheilen der Salpen bleibt dasselbe, wie von ESCHRICHT nachgewiesen wurde. Was die Entwicklung der Organe anbetrifft, so hält LEUCKART das Gehirn und die Kieme für die frühesten Organe, welche bei den Embryonen zum Vorschein kommen.

In manchen wichtigen Punkten die Angaben aller genannten Forscher ergänzend, sind die Untersuchungen von KOWALEVSKY<sup>1)</sup>, die leider bis jetzt nur in Form einer sehr kurzen vorläufigen Mittheilung erschienen sind. Da dieselben sehr bündig dargestellt sind, so muss ich die Ergebnisse dieses Forschers fast wörtlich wiedergeben. Der Keimstock der Salpen stellt nach KOWALEVSKY ein sehr zusammengesetztes Gebilde vor. Er enthält fast alle Anlagen der Organe, welche wir im fertigen Salpenleibe antreffen und besteht aus folgenden Theilen: »1) der äusseren Haut (Fortsetzung der Haut des Embryo), 2) dem Darmrohre (Fortsetzung des Darmes des Embryo, 3) den zwei Kloakalröhren (den Fortsetzungen der beiden hinteren Enden der Kloake des Embryo), 4) einem Haufen von Zellen, welcher sich allmählig in die Länge zieht, die Form eines Stranges annimmt und weiter durch Ausbildung einer Höhle zu einem Rohre (Eierstocksrohr) wird und 5) ein Rohr, welches in der Mitte zwischen den beiden Kloakalröhren und ganz entgegengesetzt wie die Eierstocksrohre, dem Darmrohre dicht anliegt — dies ist das Nervenrohr. Das Nervenrohr entsteht aus den Zellen des mittleren Blattes anfangs in Form eines festen Stranges, welcher bald durch Bildung einer Höhle zu einer Röhre wird« (Kow. loc. cit. pag. 412). Die Entwicklung der einzelnen Salpen und deren Organe wurde von KOWALEVSKY nicht beschrieben; er bemerkt jedoch, dass fast alle Organe des Salpenfötus »aus entsprechenden Organen des Mutterthieres abstammen«.

---

<sup>1)</sup> Nachrichten von der K. Ges. der Wiss. zu Göttingen 1868. No. 19. pag. 411—415.

Ich habe die Ergebnisse der KOWALEVSKY'schen Untersuchungen mit eigenen Worten des Verfassers wiedergegeben, da wir zum ersten Male hier die Entscheidung der wesentlichsten Frage hinsichtlich der Entstehung der Organe finden. KOWALEVSKY hat nicht nur den anatomischen Bau des Keimstocks in kurzen Worten beschrieben, sondern auch die Behauptung aufgestellt, dass die Entwicklung der Organe der Salpenknospen aus den entsprechenden Organen des Mutterthieres vor sich geht — eine Behauptung, welche sich nach unseren Untersuchungen nur in gewissen Grenzen als richtig herausgestellt hat.

Nachdem meine Arbeit beendet und selbst zum Theil schon niedergeschrieben war, habe ich zufällig erfahren, dass inzwischen zwei neuere Arbeiten über die Entwicklungsgeschichte der Salpen erschienen, die ich während meiner Untersuchungen nicht benutzen konnte. Eine davon, von Prof. TODARO stellt ein umfangreiches Memoire über die embryonale Entwicklungsgeschichte und Knospung der Salpen (hauptsächlich der *Salpa prolifera*) dar. und ist bereits im Jahre 1875 erschienen<sup>1)</sup>; die andere, welche ebenfalls die beiden Arten der Salpenentwicklung behandelt, rührt von dem amerikanischen Forscher Dr. BROOKS her, und wurde erst im Anfang des Jahres 1876 publicirt<sup>2)</sup>.

Auf eine Kritik beider Untersuchungen werde ich weiter unten zurückkommen, hier will ich nur die Hauptergebnisse derselben hervorheben. Der Keimstock der Salpen entsteht nach der Angabe von TODARO in Form einer Ausstülpung des Ectoderm oder der Haut und Entoderm (der Athemböhle) und stellt einen papillenförmigen, zwischen dem Elaeoblast (*glandula germinativa* TODARO) und der Placenta liegenden Körper dar. Die beiden Keimschichten des Keimstocks resp. Ectoderm und Entoderm der Mutter sind nur am vorderen Ende des Keimstocks vereinigt, in der rechten Seite desselben sind sie aber durch einen dreieckigen Raum von einander gesondert, welcher mit seiner breiten Basis dem Elaeoblast zugewendet ist. In diesen Raum dringt nun eine der Zellen des Elaeoblastes, welche wahrscheinlich der Gruppe von Zellen angehört, die in der sog. *membrana germoblastica* der Placenta ursprünglich gelegen sind. Die

<sup>1)</sup> TODARO, Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe in »Atti della Reale Accademia dei Lincei. Bd. II.

<sup>2)</sup> WM. K. BROOKS, The development of Salpa in: Bulletin of the Museum of comparative Zoologie No. 14; »Embryologie of Salpa« in: Proc. of the Boston Society of Natural History. Vol. XVIII.



Zelle theilt sich nach und nach und bildet endlich einen Zellenhaufen, welcher von TODARO als »cumulo cellulare primitivo« bezeichnet ist, und endlich den ganzen Raum zwischen dem Ectoderm und Entoderm ausfüllt.

Also aus den drei genannten Theilen 1) der Ausstülpung des Ectoderm, 2) der Ausstülpung des Entoderm und 3) dem cumulus primitivus ist nach TODARO der Keimstock der Salpen in seinem jugendlichen Zustande zusammengesetzt. Die Theilnahme dieser Theile bei der Bildung der Salpenketten ist von TODARO mit folgenden Worten characterisirt, welche das Hauptergebniss der gesammten Untersuchung über die Knospung der Salpen vorstellen: »bei der Entwicklung der Kettensalpen sind weder die Elemente der äusseren Schicht, noch die der inneren Schicht thätig . . . . . Die Salpen bilden sich aus den Knospen der mittleren Schicht, welche letztere ihrerseits ein Product des zuerst entstehenden cumulus primitivus ist.« (TODARO loc. cit. pag. 68).

Aus dem beigefügten Citate von TODARO ist ersichtlich, dass die Hauptergebnisse der Untersuchungen dieses Forschers eine grosse Differenz im Vergleich mit denen von KOWALEVSKY darbieten und ich kann TODARO nicht beistimmen, wenn er behauptet, dass er »in den Hauptpunkten bezüglich des primitiven Baues der Stolo« mit KOWALEVSKY übereinstimmt (TODARO l. c. pag. 54). Während nach KOWALEVSKY der Keimstock aus lauter Fortsetzungen mütterlicher Organe besteht, ist er nach den TODARO'schen Angaben nur aus Ectoderm, Entoderm und dem sogen. cumulus primitivus zusammengesetzt. Der »cumulus« ist ausschliesslich der Theil des Keimstocks, von dem die Entwicklung der Knospen ausgeht; aus diesem Theile bilden sich sämmtliche Organe, deren Entstehung ein Auftreten der Keimblätter vorausgehen soll. Da diese mittlere Schicht aus einer Zelle entstehen soll, welche von der »Keimdrüse« (glandola germinativa) abstammt und von TODARO als »primo germoblasto« bezeichnet ist, so erhält der ganze Process der Proliferation bei den Salpen einen ganz eigenthümlichen Character. Die Proliferation der Salpen trägt nach TODARO den Character einer parthenogenetischen Vermehrung, während sie bis jetzt als Knospungsprocess aufgefasst wurde. Wir werden noch später die TODARO'sche Arbeit etwas eingehender besprechen; hier muss ich jedoch bemerken, dass die Querschnitte, welche TODARO in seiner Abhandlung anführt und hauptsächlich diejenigen, welche die ersten Entwicklungsstadien betreffen, mit den meinigen vollkommen übereinstimmen; nur gibt der

italienische Forscher eine Erklärung derselben, welche von der meinigen durchaus verschieden ist.

Die Angaben von BROOKS, welche ebenfalls den histologischen Bau des Keimstocks und der Entwicklung der inneren Organe der Kettensalpen betreffen, unterscheiden sich bedeutend von den TODAROSCHEN, wie auch von den KOWALEVSKY'schen. Nach den Untersuchungen des amerikanischen Forschers tritt der Keimstock zuerst in Form einer becherförmigen Ausstülpung (cup-like protrusion) des äusseren Mantels auf, welche auf der Haemalseite des Embryonalleibes gegenüber dem Herzen liegt und im Innern eine Höhle enthält, die als ein Diverticulum des Sinussystem erscheint. Ist einmal eine solche Anlage des Keimstocks gebildet, so treten in derselben weitere Complicationen dadurch auf, dass im Innern einige neue Theile erscheinen. Es tritt namentlich zunächst von Seite des Pericardiums her ein Rohr auf, welches eine unmittelbare Fortsetzung des Pericardiums darstellt und im axialen Theile des Keimstocks wuchert; es theilt die Höhle des Keimstockhügels resp. die Sinusse in zwei Canäle, welche die beiden bekannten Blutgefässe des Keimstocks repräsentiren. »Wir müssen also im Querschnitte des jungen Keimstocks von Salpen folgende Theile finden: 1) das äussere Rohr, welches vom äusseren Mantel des Mutterthieres abstammt, 2) im Innern desselben eine Kammer, welche mit dem Sinussystem des Mutterleibes in Communication steht und 3) im Innern dieses letztern das zweite Rohr, welches vom Pericardium abstammt etc.« (BROOKS loc. cit. pag. 327). Zu allen genannten Theilen des Keimstocks tritt später noch ein vierter; es ist namentlich eine haufenförmige Masse von Protoplasma (club-shaped mass of protoplasma), welche im Innern der beiden Blutsinus des Keimstocks zum Vorschein kommt. Dieselbe stellt nichts anderes dar, als die Anlage der Eierstöcke, welche also nach den Angaben von BROOKS in Form zweier Protoplasmaanhäufungen in beiden Sinus resp. in beiden Seiten des Keimstocks erscheinen. Diese vier Theile sind, nach den Angaben von BROOKS, die, welche bei der Entwicklung der Salpenkette thätig sind. Die Wandungen des äusseren Rohres bilden die äussere Mantelschicht der jungen Zooide, deren Leibeshöhlen aus den Divertikeln des Sinussystem entstehen sollen. Die Athemhöhlen und die Ganglien einzelner Kettensalpen sollen aus den Divertikeln des inneren Rohres (tubular chamber) ihren Ursprung nehmen.

Der Artikel von BROOKS ist mit mehreren in den Text eingedruckten Figuren versehen, welche leider sämmtlich sehr schematisch aussehen,

so dass sie als Beweise der im Text beschriebenen Thatsachen nicht vollkommen genügen.

Vergleichen wir die Untersuchungen der drei letztgenannten Forscher (KOWALEVSKY, TODARO und BROOKS) so treten bedeutende Widersprüche in allen Angaben hervor. Um sich über die Verschiedenheit dieser Ergebnisse zu orientiren fassen wir hier die Hauptmomente der Entwicklung der Salpen, wie sie sich nach den verschiedenen Angaben darstellt, in kurzen Worten zusammen. Die Divergenz der Meinungen kann namentlich auf die verschiedenen Ansichten desselben bezüglich des inneren Baues des Keimstocks zurückgeführt werden. Da aber die richtige Auffassung des Baues des Keimstocks der wesentlichste Moment für das richtige Verständniss der Knospung darbietet, so ist es nicht überflüssig hier ein kurzes Resumé ihrer Angaben über die Zusammensetzung des Keimstocks zu geben. Nach den Angaben von KOWALEVSKY besteht der Keimstock der Salpen aus 5 verschiedenen Gebilden: äusserer Haut, Darmrohr, Kloakalröhren, Eierstocksrohr und Nervenrohr, welche die Anlagen der verschiedenen Organe des Salpenfötus darstellen und seinerseits zum grössten Theile aus den entsprechenden Organen des Mutterleibes entstehen. Nach TODARO soll der Keimstock viel einfacher zusammengesetzt sein, indem er nur aus der äusseren Haut aus der Ausstülpung der Athemböhle und aus dem sog. cumulus primitivus besteht; von allen diesen Theilen soll nur der letztere bei der Bildung der Kettensalpen thätig werden. Aus den Untersuchungen von BROOKS erfahren wir endlich, dass der Keimstock aus vier Theilen (äusserer Haut, Sinussystem, Pericardialrohr und zwei Eierstocksanlagen) besteht, welche Theile sammt und sonders an der Entwicklung der Kettensalpen theilnehmen.

Bei meinen Untersuchungen hatte ich hauptsächlich den Zweck die Entwicklung der inneren Organe zu verfolgen und, so weit mir das Material es erlaubte, die Beziehung der inneren Organe des Mutterthieres zu denen der Knospen zu erläutern. Bei diesem Studium habe ich mich hauptsächlich der Schnittmethode bedient, über welche ich hier einige Worte hinzufüge.

Das Material, mit dem ich arbeitete, lieferten mir einige conservirte Exemplare von solitären Formen der *Salpa maxima*, *S. pinnata* und *S. democratica*. Die letzteren wurden in OWEN'scher Flüssigkeit conservirt und ungeachtet dessen, dass sie ungefähr neun Jahre in dieser Flüssigkeit lagen, boten sie dennoch ein ausgezeichnetes Untersuchungsmaterial, mit welchem ich hauptsächlich arbeitete, da sie



mir in grösster Zahl zu Gebote standen. Ausser diesen vollkommen entwickelten solitären Formen hatte ich Gelegenheit einige Exemplare von Salpenembryonen zu untersuchen und somit den Keimstock in seiner ersten Bildung zu studiren. Das beste Material für diesen letzten Zweck stellen die Embryonen von *Salpa africana* dar, bei denen der Keimstock in seiner ersten Anlage ziemlich gross und deshalb für die Anfertigung der Schnitte am besten verwendbar ist.

Da die Keimstöcke von Salpen für die Querschnitte in reiner Form nicht vollkommen bequem sind, musste ich die Objecte einzubetten versuchen. Von allen Einbettungsmassen, welche in der letzten Zeit in sehr grosser Zahl vorgeschlagen wurden, muss ich einen Vorzug geben, welche besonders für diesen Zweck zubereitet, eine in manchen Beziehungen ausgezeichnete Masse darstellt<sup>1)</sup>.

Die Färbung der Objecte kann vor oder nach der Einbettung vorgenommen werden. Das hängt natürlich von der Art der Objecte ab. Die Keimstöcke der Salpen habe ich vor der Einbettung gefärbt, da die Kleinheit derselben solche Behandlung zulies. Wenn das

---

<sup>1)</sup> Die von mir benutzte Einbettungsmasse ist von dem Laboranten des hiesigen zoologischen Instituts, Herrn PÖLZAM, erfunden und da sie sich von den bekannten Seifenmassen unterscheidet, so will ich hier einige Worte über die Zubereitung derselben sagen. Man bereitet sie aus der gewöhnlichen Kernseife indem man diese zuerst in feinere Stücke schneidet und einige Tage am Sonnenlicht trocknen lässt, bis sie eine weisse Farbe bekommt; hernach werden die Stücke zu feinem Pulver zerrieben und mit Spiritus vermischt, bis sie eine breiförmige Masse bilden. Aus dieser Masse kann man durch Zusatz von Alkohol und Glycerin eine vollkommen transparente Einbettungsmasse erhalten. Man nimmt 10 Theile (nach dem Gewichte) der Seife, 22 Theile Glycerin und 35 Theile 90% Alkohol und lässt die Masse sieden bis man eine vollkommen transparente, syrupähnliche, etwas gelbliche Flüssigkeit erhält, mit welcher das Untersuchungsobject nun übergossen werden kann. Das letztere soll vorher, je nach seiner Dicke, einige Zeit in Spiritus liegen, um nachträgliche Schrumpfung zu vermeiden. Nach der Abkühlung der Masse kann man sie aus dem Uhrgläschen herausschütten und sogleich zu Schnitten verwenden; besser aber thut man, wenn das Präparat einige Stunden in der Masse liegen bleibt, bis letztere vollkommen hart wird. Um sie schneller trocknen zu lassen schneidet man sie nach der Grösse des eingeschlossenen Objects zu. Die in der beschriebenen Weise zubereitete Einbettungsmasse besitzt mehrere vorzügliche Eigenschaften: 1) sie ist so transparent, dass man die Lage des Objects ohne Mühe erkennt, 2) sie adaptirt sich an das Object so, dass dasselbe nie herausfällt und 3) sie lässt sich sehr gut schneiden. Ich habe die beschriebene Masse an mehreren besonders embryologischen Objecten geprüft und immer gute Erfolge gehabt. Die dem Schnitt anhaftende Einschlussmasse kann sehr bequem durch Wasser oder sehr verdünnten Spiritus entfernt werden.



Object in Schnitten gefärbt werden soll, muss es einige Minuten vorher in Spiritus liegen. Mit Carmin und Hämatoxylinlösungen färben sich die aus der Einbettungsmasse herausgenommenen Präparate sehr gut. Sie wurden trocken eingeschlossen.

Aus jeder der drei genannten Salpenspecies konnte ich nicht alle Entwicklungsstadien der Knospen beobachten; es mangelte mir das Material dazu. Die Entwicklung des Keimstockes bei den noch im Mutterleibe sich befindenden Embryonen konnte ich bei *Salpa africana* verfolgen. An den Exemplaren von *Salpa democratica* und *Salpa pinnata* habe ich die Entwicklung der Knospen untersucht. Bei allen genannten Species besteht übrigens der Keimstock, bevor er die Knospen treibt aus ziemlich denselben Theilen. Da der äussere Bau des Keimstockes von früheren Forschern bereits beschrieben ist, so werde ich denselben nur in so weit berücksichtigen, als es für die Beschreibung der inneren Vorgänge nöthig ist.

## 2. Ueber den Bau des Keimstockes und über die ersten Entwicklungsvorgänge in demselben.

Der Keimstock der Salpen bildet sich in einer sehr frühen Zeit des Embryonallebens. Man trifft denselben schon bei Embryonen, bei welchen die Differenzirung der Muskelreifen kaum begonnen hat (s. LEUCKART, KOWALEVSKY und meine Untersuchungen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVII Heft 2). Nach den Angaben von KOWALEVSKY erscheint die erste Anlage des Keimstockes in Form einer kleinen Ausstülpung der Wandungen der Kiemenhöhle schon zu der Zeit da die primitive Embryonalanlage in den eigentlichen Embryo und die Placenta sich theilt. Ich habe darauf gezeigt, dass die von früheren Forschern angegebene Theilung der Embryonalanlage niemals geschieht und somit der von KOWALEVSKY bezeichnete Zeitpunkt hinfällig ist.

Zur Orientirung über die Bildung des Keimstockes müssen einige Bemerkungen über die Organe, welche in der Nähe der Bildungsstelle des Keimstockes liegen, vorausgeschickt werden. Der Keimstock bildet sich auf der rechten Seite des Körpers dem Herzen gegenüber. Die Stelle, an der die Bildung dieses Organs vor sich geht, besteht, wie es aus der embryonalen Entwicklungsgeschichte hervorgeht, aus folgenden Theilen: 1) aus der äusseren Haut, die eine Lage von cylindrischen Zellen darstellt, 2) aus einem Zellenhaufen, welcher den Ueberrest der den Elaeoblast bildenden Zellen repräsentirt und

3) aus der Athemböhlenwand, welche ebenfalls aus cylindrischen Zellen besteht. Alle drei genannten Zellschichten sind bei der Bildung des Keimstocks thätig.

In gewissen Entwicklungsstadien des Salpenembryo ist der Keimstock von aussen leicht bemerkbar. Er erscheint in Form eines kleinen Höckers an der oben erwähnten Stelle des Embryonalleibes und lässt schon bei gefärbten und aufgehellten Embryonen in anatomischer Beziehung Einiges beobachten. Im Innern eines solchen in Situ sich befindenden Keimstocks bemerkt man einige Höhlen und Zellenhaufen von der äusseren Hülle umschlossen, welche letztere als eine Fortsetzung der Haut des Embryo sich erweist. Macht man einige Schnitte aus solchen Präparaten, so bekommt man ein ziemlich deutliches Bild von der inneren Structur des Keimstocks und des Verhältnisses seiner inneren Organe zu denen des Mutterthieres. Zwei solche auf einanderfolgende Querschnitte des Körpers sind auf Fig. 1 und 2 abgebildet. Sie sind einem ungefähr 15 Mm. langen Embryo von *Salpa africana* entnommen. Die obere Körperwand, die anliegende Muskelschicht und die oberen Theile der Athemböhlenwand sind weggelassen. Man sieht auf Fig. 1 nur den unteren Theil des Querschnittes mit einer Hälfte des Elaeoblastes. Der Keimstock (*k*) erscheint in Form eines conischen Zapfens, an dem wir alle Haupttheile der inneren Organisation leicht erkennen können. Der Keimstock liegt dem Herzen dicht an, von aussen durch eine zellige Hülle bedeckt, welche eine unmittelbare Fortsetzung der Haut darstellt. Nach innen von der äusseren Hülle bemerken wir eine zweite Hülle (Fig. 1 *B*), welche aus abgeplatteten Zellen besteht. Diese letzte Hülle, welche wir als Gefässhülle bezeichnen können, ist etwas von der äussern entfernt und kann eine Strecke ausserhalb des Keimstocks verfolgt werden. Man überzeugt sich daraus, dass sie zwischen der Haut und der Athemböhlenwand des Embryo ihren Ursprung nimmt. Aus den späteren Entwicklungsstadien erkennt man, dass diese Hülle sich in die sogenannten Bluträume des Keimstocks verwandelt. Die geräumigste von den Höhlen des Keimstocks ist die, welche in der Mitte derselben liegt und eine Fortsetzung der Athemböhle der Mutter darstellt (Fig. 1 und 2 *Ah*). An beiden von mir abgebildeten Längsschnitten bemerkt man sehr deutlich den Zusammenhang derselben mit der Athemböhle; die Communicationsöffnung liegt im oberen Theile des Keimstocks. Von hier ab erstreckt sich die Athemböhle, welche wir als Athemrohr bezeichnen können, nach unten und endet blind in der Nähe des Keimstocks. Der

histologische Bau des Athemrohrs unterscheidet sich keineswegs von dem der Athemböhlenwand der Mutter. Am unteren Ende sind die Zellen derselben etwas höher als in den übrigen Theilen. Rechts von dem Athemrohr auf der äusseren Seite des Keimstocks bemerkt man eine längliche Blase, welche die Gestalt eines Rohres besitzt und aus ziemlich platten, gekernten Zellen besteht (Fig. 1 u. 2 *N*). Spätere Entwicklungsstadien lehren uns, dass jene Blase die gemeinschaftliche Anlage des Nervensystems aller am Keimstocke knospenden Salpen darstellt. In der Innenseite des Keimstocks, gerade gegenüber der Nervenanlage findet sich ein von der Fläche gesehen oval gestalteter Zellenhaufen, welcher aus runden Zellen besteht, die mit sehr kleinen Kernen versehen sind (Fig. 1 *E*). Wir können diesen Zellenhaufen als Entoderm bezeichnen, da aus diesem der Eierstock und die Athemböhle mit dem dazu gehörigen Darmcanale und der Kieme hervorgeht.

Wir haben gesehen, dass der Keimstock mit seinem vorderen Ende dem Herzen ziemlich dicht anliegt (Fig. 1). Das Herz des Embryo bleibt bei der Bildung des Keimstocks auch nicht unthätig und spielt selbst eine sehr wichtige Rolle. Es ist namentlich das Pericardium, welches in die Zusammensetzung des Keimstocks eingeht. Dasselbe gibt zwei röhrenförmige Fortsätze ab, welche zu beiden Seiten des Athemrohrs im Keimstocke verlaufen und in der Spitze des letzteren blind endigen. Die beiden Fortsätze sieht man auf Fig. 1 und 2; auf dem in der Fig. 2 abgebildeten Querschnitte ist der Zusammenhang des Pericardialfortsatzes mit dem Pericardium deutlicher als auf der vorangehenden. Beide Pericardialröhren, — wie sie bezeichnet werden können — bestehen aus ziemlich grossen rundlich viereckigen gekernten Zellen.

Die weitere Entwicklung des Keimstocks äussert sich zunächst im Längswachsthum. Es ist schon zur Genüge bekannt, dass der hügelförmige Keimstock bei seinem Wachsthum eine cylindrische Gestalt annimmt und nach oben resp. nach der Rückenseite des Embryo sich krümmt. Wir treffen einen solchen Keimstock bei denjenigen Embryonen von *Salpa africana*, welche zum Ausschlüpfen bereit sind. Bei den Embryonen von *Salpa democratica* ist die Entwicklung des Keimstocks noch nicht so weit fortgeschritten. Bei den ganz reifen Embryonen dieser Species erscheint er noch in Form eines kleinen Zapfens, obgleich er, wie wir weiter sehen werden, seinem Bau nach dem Keimstocke von *Salpa africana* vollkommen gleich ist.



Fig. 3 und 4 stellen Querschnitte eines 17 Mm. langen Keimstocks dar, welcher einem 40 Mm. langen Embryo von *Salpa africana* entnommen ist. Der erste Blick auf die beigelegten Abbildungen lässt schon die einzelnen Theile des Keimstocks ziemlich leicht erkennen. Wir finden im Querschnitt dieselben Organe, welche wir schon in den früher untersuchten Längsschnitten kennen gelernt haben. Der Deutlichkeit wegen werden wir den Theil des Querschnittes, wo das Nervenrohr (*N*) liegt als Neuralseite, den entgegengesetzten als Hämalseite des Querschnittes bezeichnen, die beiden von den eben genannten seitlich gelegenen Theile — als Rücken-seiten. Die letzteren entsprechen den Rückentheilen der künftigen Salpenknospen. Die äussere Umhüllung des Keimstocks Fig. 3 *H* stellt die Fortsetzung der Haut des Embryo dar. Es ist bemerkenswerth, dass auf dem vorderen Ende des Keimstocks, auf dem, welches unmittelbar mit dem Mutterleibe zusammenhängt, diese äussere Zellschicht sehr wenig entwickelt ist. Man kann namentlich nur an den Seitentheilen des Querschnittes die deutlichen viereckigen mit Kernen versehenen Zellen der Haut entdecken; am oberen und hinteren Theile sind sie äusserst zart, so dass man sie kaum unterscheiden kann. Eine solche Structur der Haut ist eine Eigenthümlichkeit des Keimstocks von *Salpa africana*; bei den anderen Species konnte ich ähnliches nicht beobachten. Die innere Höhle des Keimstocks ist von einem geräumigen Rohr eingenommen, in welchem wir bald nach der Analogie mit den früher betrachteten Längsschnitten das Athemrohr erkennen. Es besteht aus grossen gekernten Zellen, welche ebenfalls in den Rückentheilen viel grösser, als in der Neural- und Haemalseite des Querschnittes sind. Nach vorn vom Athemrohr bemerken wir das Nervenrohr (Fig. 3 *N*), welches aus viereckigen Zellen besteht. Die Kerne des letzteren färben sich sehr gut mit Hämatoxylin. Der Zellenhaufen, welcher in der Haemalseite des Querschnittes liegt (Fig. 3 *E*), ist das Entoderm. Er zeichnet sich von den übrigen Theilen durch seine Grösse, so wie durch seinen feineren Bau bedeutend aus. In den jüngsten Theilen des Keimstocks ist das Entoderm anschaulicher als in den älteren, wie aus der Vergleichung der Fig. 3, 4, 5, 6 für *Salpa maxima* und aus den entsprechenden Abbildungen für die anderen Salpenarten leicht ersichtlich ist. Im Entoderm sind schon sehr frühzeitig zwei histologisch verschiedene Theile wahrnehmbar: ein peripherer, welcher aus viereckigen gekernten Zellen besteht und ein centraler, mit sphärischen zelligen Elementen. Die viereckigen Zellen nehmen in



dem frühesten Entwicklungsstadium (Fig. 3) nur den hinteren Theil des Entoderm ein; die ganze vordere Hälfte ist durch kugelige Zellen eingenommen, welche zusammen die Form eines grossen, im Querschnitte ovalen Zellenhaufen darstellen. Die hervorgehobene Verschiedenheit der zelligen Elemente des Entoderms ist besonders wichtig für die weitere Entwicklung der Knospen und bei allen von mir untersuchten Arten tritt diese Verschiedenheit schon sehr frühzeitig auf. Bei *Salpa democratica* konnte ich die weitere Entwicklung der genannten Theile weiter verfolgen, und will hier nur bemerken, dass von dem vorderen Theile des Entoderms das Ei und die Kieme sich entwickeln, während der hintere Theil zur Anlage der Athemhöhlenwand dient.

Nervenrohr und Entoderm sind vom Athemrohre durch eine Zellenlage geschieden (Fig. 3 *Bs*), welche nichts anderes, als die von uns früher gesehene und zwischen der Haut und Athemhöhle gelagerte Gefässhülle darstellt. Da das Nervenrohr von dem Athemrohre ziemlich weit absteht, so bildet diese Hülle, welche dem Athemrohr dicht anliegt, die Wand einer besonderen Höhle, welche das Nervenrohr umgibt. Sie ist der vordere Blutraum — ein Gebilde, welches schon von früheren Beobachtern gesehen wurde und bei der Untersuchung frischer Keimstöcke, wegen der beständigen Blutbewegung, leicht erkennbar ist. Im hinteren Theile des Querschnittes zwischen Entoderm und Athemrohr bemerken wir in den jüngeren Entwicklungsstadien auch eine äusserst kleine spaltförmige Höhle, welche auch von der Gefässhülle bekleidet ist.

Die bisherige Betrachtung des Querschnittes des Keimstocks von *Salpa africana* führt uns zur Bestätigung der KOWALEVSKY'schen Angaben in wesentlichsten Punkten. Wir kennen aus den Untersuchungen dieses Forschers, dass in die Zusammensetzung des Keimstocks eigentlich fünf verschiedene Gebilde eingehen. Von diesen durch KOWALEVSKY zuerst angedeuteten Organanlagen haben wir bis jetzt nur eine, nämlich die sogenannte Kloakenröhre nicht näher betrachtet. Jene Fortsetzungen der mütterlichen Kloakenhöhle, welche KOWALEVSKY als »Kloakenröhren« bezeichnet, gibt es im Keimstocke entschieden nicht und zwar schon aus dem Grunde, weil bei den Salpen überhaupt keine besondere Kloakenhöhle existirt. Wir finden aber an Querschnitten sehr leicht die Bildungen, welche ihrer Lage nach vollkommen den KOWALEVSKY'schen Kloakenröhren entsprechen. Es sind namentlich zwei röhrenförmige Gebilde zu beiden Seiten des Athemrohrs, zwischen denen Nervenrohr und Ento-

derm gelegen sind (Fig. 3, 4, 5 u. *w. Pr*). Fragt man nach der Natur dieser Organe, so kann man aus der Vergleichung der beige-fügten Figur mit dem von uns eben betrachteten Längsschnitte des embryonalen Keimstocks (Fig. 1 und 2) die Frage leicht beantworten. Es sind nämlich zwei vom Pericardium des Mutterleibes ausgehende röhrenförmige Fortsätze, welche wir oben schon berücksichtigt und als »Pericardialröhren« bezeichnet haben. Wir treffen diese Gebilde im oberen Theile des Keimstocks aller Salpenspecies, und zwar von ziemlich einfacher Structur. Sie bestehen nur aus einer Lage viereckiger gekernter Zellen. Die Rolle, welche die Pericardialröhren in der Entwicklung der Salpen spielen, lässt sich schon in den jüngsten Theilen des Keimstocks ziemlich leicht bestimmen. Auf der Fig. 3 sieht man von den Pericardialröhren einige (nämlich vier) Zellen sich abtrennen (*Ms*), welche zwischen dem entsprechenden Pericardialrohre (auf der Fig. 3 sieht man das nur auf einer Seite des Querschnittes) und dem Athemrohre in Form einer allerdings jetzt nur dünnen Schicht gelagert sind. Dass diese Zellen in der That von den Pericardialröhren und nicht von dem Athemrohr abstammen, davon kann man sich aus ihrer vollkommenen Uebereinstimmung mit denen der Pericardialröhren leicht überzeugen. Als Beweis dafür können auch einige Präparate dienen in denen die Zellen bei Anfertigung des Schnittes aus ihrer früheren Lage vorgeschoben sind; sie bleiben dann immer mit dem entsprechenden Pericardialrohr im Zusammenhange, wie es z. B. Fig. 4 *Ms* zeigt.

Die Bildung einer Zellschicht aus der Pericardialröhre bedingt die hohe Bedeutung dieser Organe für die Entwicklung der Knospen. Während in den jüngsten Theilen des Keimstocks die Zellenvermehrung in diesen Theilen nur in sehr geringem Grade auftritt, geht sie in späteren Stadien in sehr ausgedehnter Weise vor sich. Die Zellenabkömmlinge häufen sich in den Seitentheilen der Knospe an und geben somit den Ursprung für eine besondere Schicht, aus welcher später die Muskeln und das Herz der Knospen sich entwickeln. Deswegen will ich das ganze Gebilde: die Pericardialröhren sammt den von ihnen sich bildenden Zellen in den späteren Stadien, wo das Zusammenfließen beider Gebilde auftritt, als Mesoderm bezeichnen; bevor aber beide Gebilde sich sondern, werde ich Mesodermschicht nur die von den Pericardialröhren abgetrennte Zellschicht (Fig. 3 u. 4 *Ms*) nennen.

Weitere Knospenstadien von *Salpa africana* stellen schon einige Veränderungen der eben besprochenen Anlagen dar. Obgleich ich nicht Gelegenheit hatte die ganze Entwicklungsgeschichte des *Salpa*

*africana* zu verfolgen, will ich die von mir untersuchten jüngsten Entwicklungsstadien etwas näher besprechen, da sie als Ausgangspunkt für die weitere Schilderung der Knospung anderer Salpenarten dienen können. Das Stadium, zu dem wir zunächst uns wenden (Fig. 4), zeigt schon einige Veränderungen im Bau der Blutgefässräume und des Entoderm. Erstere sind weiter geworden und enthalten Blutkörperchen, welche sehr leicht durch eine sternförmige Figur im Innern erkennbar sind. Man trifft sie gruppenweise im Lumen der Gefässe. Die wichtigen Veränderungen im Entoderm bestehen hauptsächlich darin, dass die früher hervorgehobene Verschiedenheit zwischen centralen und peripheren Zellen nun noch schärfer hervortritt. Das Entoderm hat dabei auch seine Form etwas verändert (vergl. Fig. 3 und 4 *En*). Die centralen kugelförmigen Zellen mit feinkörnigem Inhalte sammeln sich nun an der einen, dem Athemrohr zugekehrten Seite des Entoderm und lassen zwischen sich und den peripheren Zellen eine kleine Höhle entstehen. Die peripheren Zellen bleiben im Vergleiche mit dem vorhergehenden Zustande beinahe ohne alle Veränderung. Im Gegentheil, in dem nächstfolgenden Stadium treffen wir in diesem letzteren Theile des Entoderm bedeutende Veränderungen (Fig. 5 *En*). Der auf der Fig. 5, sowie auch auf der Fig. 7 dargestellte Schnitt stammt von einem anderen Keimstock, als die beiden früher beschriebenen. Die beiden Schnitte sind dem Keimstock einer ausgewachsenen *Salpa africana* entnommen, während die beiden vorhergehenden einem dem Mutterleibe entnommenen Embryo angehören. Der Umfang des Keimstocks hat zugenommen, wie es aus der Grösse des Schnittes folgt. Das obere Keimblatt resp. die Umhüllung des Keimstocks tritt jetzt in Form einer aus grossen cylindrischen Zellen bestehenden Schicht auf. Von den inneren Organen scheint nur das Entoderm einige beachtenswerthe Veränderungen erlitten zu haben, welche als Fortsetzung der früher hervorgehobenen sich erweisen. Die kugelförmigen Zellen rücken immer nach der inneren Seite des Entoderm und haben dabei an Zahl sich bedeutend gemindert. Ich bin geneigt zu glauben, dass hier ein Zerfall der erwähnten Zellen stattfindet, wofür auch das Auftreten einer grossen Menge kleiner Körner im Innern der Entodermhöhle spricht. Die Form der peripheren Zellen des Entoderm ist gleichfalls verändert; sie zeigen nunmehr eine cylindrische Gestalt und sind dabei bedeutend in die Länge gewachsen. Von den anderen Organen muss ich hier nur das Nervenrohr erwähnen, welches in diesem Stadium seine Gestalt sowie die Structur



etwas geändert hat. Es erscheint nun (Fig. 5 *N*) in Form eines Ringes und besteht aus grossen cylindrischen Zellen.

Alle bisher betrachteten Querschnitte sind dem Theile des Keimstocks entnommen, welcher noch keine Spuren von Quersfurchen an seiner Oberfläche besitzt. Fig. 7 stellt uns einen Querschnitt des Keimstocks dar, aus dem Theile, an welchem die Gliederung eben begonnen hat. Das Wesentlichste, was man von den inneren Veränderungen in dieser Zeit bemerkt, ist das Wachsthum der Rückentheile des Keimstocks, welche nun in Form von kleinen Hügeln vorspringen. Das Wachsthum dieser Theile ist hauptsächlich durch die Vermehrung der Mesodermalzellen bedingt, welche die Pericardialröhren vollkommen umwachsen (Fig. 6 *Ms*). Die Pericardialröhren selbst bleiben bis jetzt ziemlich unverändert und bilden neue Mesodermzellen. Auf der linken Seite des Querschnittes sieht man noch zwei solcher Zellen, welche sich eben von dem entsprechenden Pericardialrohr abgetrennt haben.

Die Veränderungen, welche im Entoderm nun bemerkbar sind, können aus den früher hervorgehobenen abgeleitet werden. Das Entoderm ist in ein Rohr verwandelt, in welchem wir leicht zwei Theile unterscheiden, welche als äussere und innere bezeichnet werden können. In dem ersteren, der äusseren Umhüllung des Keimstocks zugewandten Theile erkennen wir bald die etwas veränderte, früher hervorgehobene äussere Schicht des Entoderms; sie ist aus cylindrischen nach Innen allmähig verjüngten Zellen zusammengesetzt und stellt im Querschnitte einen Ring dar, welcher durch Zellen des inneren Theiles abgeschlossen wird. Diese Zellen (Fig. 6 *E*), deren wir jetzt nur zwei finden, sind klein und rund; sie stellen nur den Ueberrest des früher zellenreicheren inneren Theiles des Entoderms dar.

Mit diesem eben erwähnten Stadium schliessen wir unsere Betrachtung des Keimstocks von *Salpa africana*. Obgleich es mir nicht gelungen ist die weiteren Entwicklungsstadien dieser Species zu untersuchen, konnte ich doch wenigstens die ersten Vorgänge der Knospung so weit verfolgen, dass ich zu der Schlussfolgerung berechtigt zu sein glaube, dass die ersten Vorgänge der Entwicklung bei dieser Species genau in derselben Weise wie bei allen andern von mir untersuchten Salpenarten vor sich gehen.

Bevor wir zur Betrachtung des Keimstocks anderer Salpenarten übergehen, müssen wir auf die in Bezug auf *Salpa africana* hervorgehobenen Thatsachen näher eingehen, um die morphologische Be-



deutung einzelner Theile des Keimstocks zu präcisiren. Die Organe, welche den sehr complicirt gebauten Keimstock der Salpen zusammensetzen, können nach der Art ihrer Abstammung in zwei Reihen angeordnet werden. Die einen erscheinen als unmittelbare Fortsetzungen der entsprechenden Mutterorgane, die anderen müssen als Neubildungen betrachtet werden. Die meisten der Keimstocksorgane gehören zur ersteren Kategorie; als Vertreter der zweiten tritt uns das Entoderm und Nervenrohr entgegen. Die Abstammung der Haut, der Blutsinuse, der Pericardialröhren und des Athemrohres von den entsprechenden Theilen des Mutterleibes, glaube ich oben zur Genüge bewiesen zu haben. Die Entstehung des Nervenrohres ist mir leider unbekannt geblieben und wenn ich dasselbe als Neubildung hervorhebe, so geschieht es aus dem Grunde, dass es nicht von dem entsprechenden Ganglion des mütterlichen Körpers abstammt. Es stellt schon in den jüngsten Keimstöcken ein blind geschlossenes Rohr dar. Was das Entoderm anbetrifft, so entsteht dasselbe aus dem Ueberreste der Entodermzellen der Mutter, welche im hinteren und unteren Theile des Embryo sich anhäufen.

Bei der Literaturübersicht habe ich schon hervorgehoben, dass es KOWALEWSKY'S Verdienst ist, zuerst die innere Organisation des Keimstocks aufgedeckt zu haben. Meine Beschreibung des Keimstocks von *Salpa africana* und der ersten Veränderungen, welche in demselben vor sich gehen, bestätigen zum Theil die Angaben von KOWALEVSKY. Er geht aber in seinen Schlüssen viel weiter als ich; er sagt nämlich, dass »fast alle Organe des Salpenfötus aus entsprechenden Organen des Mutterthieres abstammen«. Mit diesen Aeusserungen des ausgezeichneten Forschers kann ich aber nicht übereinstimmen und zwar aus dem Grunde, dass 1) nicht alle Organe, welche sich im jüngsten Keimstock des Salpenfötus befinden, in den Leib der Kettensalpen übergehen und 2) dass einige Fortsetzungen der mütterlichen Organe sich nicht in die entsprechenden Organe des Keimstockfötus, sondern in einige vollkommen abweichende Gebilde verwandeln. Das letzte gilt in Bezug auf die Pericardialröhren (Kloakalröhren KOWAL.), welche wie ich oben hervorhob und weiter genauer zeigen werde, als Anlagen für das ganze Mesoderm dienen. Das Verhältniss der mütterlichen Organe zu denen des Kettenfötus wird von uns im nächsten Capitel näher auseinandergesetzt werden, wo wir auch zeigen werden, dass einige Theile des jungen Keimstocks, namentlich das Athemrohr und die beiden Blutsinuse gar keine Rolle bei der Ausbildung der jungen Kettensalpen spielen. Wenn

wir die Beziehung anderer Organe des Keimstocks zu denen des Mutterleibes näher betrachten, so bemerken wir eine gewisse Gesetzmässigkeit in der Bildung des Keimstocks. Sie erscheint jedoch nicht im Sinne von KOWALEVSKY und äussert sich nicht in der Abstammung der Fötalorgane von den mütterlichen Organen, sondern in einem Zusammenhang zwischen den Fötalorganen und den Keimblättern resp. Derivaten derselben im Mutterleibe. In die Zusammensetzung des Keimstocks der Salpen gehen ausser dem bei der Bildung des Salpenfötus nicht theilnehmenden Blutsinus und des Athemrohres folgende Gebilde ein: 1) die Haut, 2) zwei Pericardialröhren, 3) das Entoderm und 4) das Nervenrohr. Die Haut des Keimstocks ist eine unmittelbare Fortsetzung der mütterlichen Haut resp. der Derivate des äusseren Keimblattes des Mutterleibes. Die vom Pericardium abgehenden Pericardialröhren repräsentiren das mittlere Keimblatt des Mutterthieres. Das Entoderm nimmt seinen Ursprung von Zellen, die als Ueberreste der Elaeoblastzellen erscheinen, und kann als Repräsentant des Entoderms des Mutterthieres dienen. Wir sehen daraus, dass die Derivate aller drei Keimblätter der solitären Salpen (der Mutterthiere) in die Zusammensetzung des Keimstocks eingehen. Sie dienen als Anlage für die Organe der Kettensalpen. Die Art und Weise in welcher die Entwicklung der Organe aus diesen Anlagen geschieht, werden wir an den Keimstöcken von *S. democratica* verfolgen. Vordem müssen wir aber die Structur des Keimstocks dieser Salpen, so wie jenen von *Salpa pinnata* kennen lernen.

Beginnen wir die Betrachtung des Keimstocks der *Salpa democratica* von dem Zustande, in welchem er bei den noch im Mutterleibe eingeschlossenen Embryonen auftritt. Fig. 7 stellt einen Querschnitt aus solchem Keimstocke dar, und zeigt schon auf den ersten Blick, dass die Theile des Keimstocks der *Salpa democratica* genau dieselben sind, welche wir in dem embryonalen Keimstock von *Salpa africana* gesehen haben. Die äussere Wand des Keimstocks bildet eine Schicht der Epithelialzellen, welche eine unmittelbare Fortsetzung der äusseren Haut des Embryo darstellt. Sie bildet eine Hülle in der die andern Organe in derselben Ordnung wie bei *Salpa africana* eingelagert sind. Unmittelbar nach innen von der äusseren Wand treffen wir die beiden Seitengefässe, welche aus einer spärlichen Zahl etwas flachgedrückter im Querschnitt ovaler Zellen bestehen. Am vorderen Ende des Querschnittes befindet sich das Nervenrohr, welches unmittelbar der äusseren Bedeckung anliegt; an der entgegengesetzten resp. hinteren Seite des Querschnittes ist

das Entoderm gelagert, welches in Form eines compacten Zellenhaufens auftritt und einen inneren und äusseren Theil unterscheiden lässt, von denen der erste aus rundlichen gekernten Zellen besteht, der zweite durch eine Lage cylindrischer Zellen dargestellt ist. Die Mitte des Querschnittes ist durch ein aus cylindrischen Zellen bestehendes Rohr eingenommen, in welchem wir bald das Athemrohr (*Ar*) erkennen. Das letztere ist in seinem mittleren Theile, wo es aus etwas abgeflachten Zellen besteht, so zusammengedrückt, dass es eine  $\infty$ -Form darstellt; in den Seitentheilen des Athemrohrs sind die Zellen bedeutend grösser, als in dem mittleren Theile desselben. Zu beiden Seiten des Athemrohres liegen die beiden Pericardialröhren, die bei *Salpa democratica* mehr flachgedrückt als bei *Salpa africana* erscheinen. In Bezug auf letztere Organe muss ich bemerken, dass sie von denen der *Salpa africana* durch ihren Bau und ihre weiteren Veränderungen etwas verschieden sind. Der Unterschied besteht hauptsächlich darin, dass sie viel früher ihre Höhle verlieren und an die Mesodermzellen heranrücken, als es bei *Salpa africana* der Fall ist.

Die weiteren Entwicklungsstadien sind natürlich nur an den Keimstöcken ausgewachsener Individuen von *Salpa democratica* zu beobachten. Berücksichtigen wir vorerst den jungen Keimstock in toto. Fig. 8 stellt einen solchen von *Salpa democratica* vor, in welchem die Bildung einzelner Glieder eben angedeutet ist. Es wurde schon oben hervorgehoben, dass in diesem Keimstock zwei Theile unterschieden werden können: der obere, welcher noch eine ungefähr cylindrische Gestalt und eine glatte Oberfläche hat, und der untere, an welchem wir schon Runzelungen bemerken, welche die Theilung des Keimstocks in einzelne Fötus andeuten. Ausser diesen beiden Theilen bemerkt man am hinteren Ende des Keimstocks noch einen dritten Theil, welcher in Form eines conischen Zapfens dem letzten Glied des Keimstocks anliegt. Der Keimstock ist dem Beobachter mit der Oberfläche zugewendet, in welcher die Anlage des Entoderm liegt. Hält man sich an diesen letzteren Theil, so kann man sich leicht über die innere Organisation des Keimstocks orientiren. Die Ränder des Keimstocks in Fig. 8 stellen die Seitentheile (Rückentheile) der Glieder dar; die an der rechten Seite des Keimstocks befindlichen dem Entoderm entgegengesetzt gelagerten Zellenstreifen (*N*) repräsentiren das Nervenrohr. Im Innern des Keimstocks unterscheidet man leicht das Athemrohr und theilweise auch die Seitengefässe. Am besten bemerkt man die beiden letzt-



genannten Theile am hinteren Ende, wo man auch einen Uebergang beider Seitengefässe in einander beobachten kann. Die Verbindung der Seitengefässe geschieht hinter dem Athemrohr, welches an seinem hinteren Ende blind geschlossen ist.

Wir werden uns nun mit der Betrachtung des oberen Theiles des Keimstocks beschäftigen, welcher noch eine vollkommen glatte Oberfläche hat. Die ersten Veränderungen, welche im Keimstocke von *Salpa democratica* vor sich gehen, sind denen der *Salpa africana* vollkommen ähnlich. Sie unterscheiden sich jedoch durch einige Eigenthümlichkeiten in Bezug auf die Bildung der Mesodermis und die Entwicklung des Entoderms. Im Mesoderm bemerkt man ein sehr frühzeitiges Verschwinden der Pericardialröhren; was das Entoderm betrifft, so zeichnet sich dasselbe vor dem der *Salpa africana* durch eine ziemlich frühe Differenzirung der Eizellen aus.

Die eben hervorgehobenen Eigenthümlichkeiten treten schon in den jüngsten Theilen des Keimstocks hervor. In dem auf Fig. 9 abgebildeten Querschnitte, welcher aus dem vordersten Theile des Keimstocks stammt, können die Pericardialröhren als solche nicht mehr unterschieden werden. Sie treten vielmehr in Form von soliden, aus zusammengedrängten Zellen bestehenden Strängen auf (Fig. 9 *Pr*) und liegen den beiden Seiten des Athemrohrs dicht an. Das Athemrohr zeigt nichts Bemerkenswerthes; dasselbe gilt auch für das Nervenrohr, welches, wie früher, aus denselben cylindrischen Zellen zusammengesetzt ist. Die beiden Bluträume (Fig. 9 *Br*) liegen nach vorn und hinten vom Athemrohre; man kann an dem Präparate sich leicht überzeugen, dass Nervenrohr und Entoderm nach aussen von den Bluträumen lagern; der vordere Blutraum befindet sich zwischen dem Nervenrohr und dem Athemrohr, der hintere zwischen der Entodermanlage und dem Athemrohr. Das Entoderm unterscheidet sich von seinem früheren Zustande durch seinen Umfang, der sich bedeutend minderte — eine Erscheinung, welche wir schon bei *Salpa africana* bemerkt haben. An den Totalansichten des Keimstocks kann man diese Veränderung des Entoderms auch der Länge nach sehr gut verfolgen. Ausserdem ist auch das Entoderm in seinem histologischen Bau modificirt; es ist nun aus einer Lage (Fig. 9 *Ah*) peripherer und einer geringen Zahl centraler Zellen (Fig. 9 *E*) zusammengesetzt. Die ersteren sind an der äusseren Wand des Entoderms viel grösser als an der inneren und dienen als Anlagen der Athemhöhlenwand, der Kieme und der Eiumhüllungen; die centralen Zellen, welche wir im früheren Sta-



dium in sehr grosser Zahl angetroffen haben, sind jetzt durch zwei grosse Zellen repräsentirt, von denen eine die Anlage der Eizelle darstellt.

Die Vermehrung der Mesodermzellen und die Differenzirungsvorgänge im Entoderm gehen in den jüngsten Theilen des Keimstocks sehr schnell vor sich. Auf den unmittelbar folgenden Querschnitten (Fig. 10 und 11) treffen wir diese Vorgänge schon weiter vorgeschritten, während die andern Organanlagen keine wesentlichen Veränderungen in ihrem Bau zeigen. Das Mesoderm zeigt in beiden Figuren (10 und 11) einen und denselben Bau, unterscheidet sich jedoch in beiden durch seinen Umfang. Während es auf dem jüngeren Querschnitte (Fig. 10) noch immer die Seitentheile des Querschnittes einnimmt, breitet es sich im folgenden Stadium (Fig. 11) nach vorn und hinten weiter aus, und reicht schon auf einer Seite bis an das Nervenrohr hin. In der Mitte des Keimstocks sind beide Theile der Mesodermanlage viel dicker geworden und liegen wie in dem früheren Stadium dem Athemrohr ganz dicht an. Nach vorn und hinten nimmt die Mesodermsschicht an Mächtigkeit ab, so dass sie endlich in der Nähe des Nervenrohres nur aus einer Lage von Zellen besteht. In dem dickeren mittleren Theile des Mesoderms, welcher dem Athemrohr anliegt, bemerkt man in beiden Schnitten eine durch scharfen Contour von anderen anliegenden Zellen sich abgrenzende Zellengruppe, die ihrer Lage nach vollkommen den früheren Pericardialröhren entspricht. Ich glaube berechtigt zu sein, dieselbe als Ueberrest der Pericardialröhren zu betrachten. Später verschwindet auch die Grenze zwischen der genannten Zellengruppe und den übrigen Theilen des Mesoderms bis sich beide Zellenlagen vollkommen mit einander ausgleichen und zusammen eine einzige Mesodermsschicht bilden. Was den histologischen Bau des Mesoderms anlangt, so besteht diese Schicht aus dicht zusammengedrängten vier oder fünfeckigen mit Kernen versehenen Zellen.

Nach dem bei *Salpa africana* und *S. democratica* Erkannten, können wir uns leicht im Bau des Keimstocks von *Salpa pinnata* orientiren. Der Keimstock dieser letztgenannten Species unterscheidet sich in keiner Beziehung von den früher besprochenen, wovon man durch Vergleichung der Querschnitte sich leicht überzeugen kann. Einzelne Eigenthümlichkeiten derselben sind von sehr untergeordneter Bedeutung und können aus der specifischen Verschiedenheit der Salpen erklärt werden. Der Querschnitt Fig. 26 entspricht der Fig 3 von *S. africana* und Fig. 9 von *S. democratica*, und stellt eines der jüngsten

Entwicklungsstadien des Keimstocks von *S. pinnata* dar. Er unterscheidet sich von dem entsprechenden Zustande der *Salpa africana* (Fig. 3) durch eine mehr vorgeschrittene Differenzirung des Entoderms, sonst finden wir in demselben nicht nur die gleichen Theile, sondern auch denselben histologischen Bau, wie im Keimstocke der *Salpa africana*. Von aussen ist der Keimstock durch die äussere Haut (*H*) begrenzt, welche, wie in beiden vorhergehenden Fällen, eine Fortsetzung der äusseren Haut des Mutterleibes darstellt. Das innere Rohr, oder das Athemrohr (*Ar*) besteht aus cylindrischen Zellen, welche jedoch an den Seitentheilen bedeutend grösser sind, als es bei den anderen Salpen der Fall ist. Am hinteren und vorderen Ende des Querschnittes können wir leicht das Entoderm und das Nervenrohr erkennen; das letztere besteht, wie bei anderen Salpen, aus cylindrischen Zellen, in dem Entoderm erkennen wir bald einen peripherischen aus cylindrischen Zellen bestehenden Theil und einen centralen, in welchem schon die Anlagen der Eier in Form einiger mit bläschenförmigem Kern und glänzenden punctförmigen Kernkörperchen versehenen Zellen hervortreten. Die beiden Bluträume nehmen im Querschnitt ihre gewöhnliche Lage an und unterscheiden sich in ihrem Bau gar nicht von denen der *Salpa democratica* und *S. africana*. Was endlich die Pericardialröhren und die Anlage des Mesoderm anlangt, so nähern sie sich ihrem Character nach mehr den Verhältnissen bei *Salpa democratica* als denen der *S. africana*, indem das Lumen der Pericardialröhren bei unserer Salpe ebenso wie bei *S. democratica* sehr frühzeitig mit Zellen ausgefüllt wird.

Ich brauche kaum auf die Beschreibung der folgenden Entwicklungsstadien (Fig. 27 u. 28) näher einzugehen, da dieselben ohnehin durch Abbildungen erläutert werden. Die Veränderungen, welche man in diesen Stadien bemerkt, betreffen hauptsächlich das Mesoderm und Entoderm. Die ersteren bestehen in der Vermehrung der Zellen, die letzteren in weiteren Differenzirungsvorgängen der Anlagen des Eierstocks und der Athemhöhle.

Nachdem wir nun mit der Vorführung unserer Beobachtungen ziemlich zu Ende sind, können wir zum Schluss des ersten Theiles dieses Aufsatzes die Angaben der früheren Beobachter in Bezug auf den Bau des Keimstocks etwas näher besprechen. Ungeachtet dessen, dass die Angaben in dieser Beziehung sehr widersprechend sind, stimmen sie doch darin überein, dass der Keimstock von Anfang an in Form eines kleinen Hügels auftritt, dessen obere Wand eine unmittelbare Fortsetzung der äusseren Haut des Mutterthieres darstellt.

Die in diesem Hügel eingeschlossenen Organe resp. die Organanlagen der Kettensalpen sind von verschiedenen Forschern in verschiedener Weise gedeutet. Ich muss gestehen, dass es keine leichte Aufgabe ist, aus den hier bestehenden Widersprüchen eine richtige Ansicht über die Knospungsvorgänge der Salpen zu gewinnen. Es ist um so schwerer, als einigen der Arbeiten gar keine oder nur schematische Abbildungen beigefügt sind und somit die Controle im höchsten Grade erschwert ist. Aus dieser Ursache kann ich die Resultate meiner Untersuchungen mit denen von KOWALEVSKY nicht vollkommen in Einklang bringen, obgleich die von mir gewonnenen Ergebnisse denjenigen von KOWALEVSKY am nächsten stehen. Ich konnte, wie oben gesagt, alle von KOWALEVSKY beschriebenen Theile auffinden, bin aber in Bezug auf die ihnen gegebene Deutung nicht ganz einverstanden. Die von KOWALEVSKY beschriebenen Kloakalröhren entsprechen vermuthungsweise meinen Pericardialröhren; man kann natürlich diese Uebereinstimmung nur muthmasslich annehmen, da wir noch keine genaue Beschreibung des Keimstocks von KOWALEVSKY besitzen. Der zweite Punct, in welchem unsere Ansichten abweichen, ist die Bedeutung jenes Theiles des Keimstocks, welchen KOWALEVSKY als Eierstocksrohr bezeichnet; ich habe gefunden, dass aus diesem Theile nicht nur der Eierstock, sondern auch die Athemhöhle sich entwickelt; deswegen habe ich diesen Theil als Entoderm bezeichnet, da er dem embryonalen Entoderm der Salpen und anderer Thiere vollkommen entspricht. Endlich muss ich bemerken, dass KOWALEVSKY die beiden Bluträume oder Seitengefässe gar nicht erwähnt.

Die Untersuchungen von TODARO sind durch so schön ausgeführte Abbildungen veranschaulicht, dass wir in letzteren eine gute Grundlage seiner Verallgemeinerungen haben und deswegen können wir seine Untersuchungen sehr leicht mit den Angaben anderer Forscher sowie mit den unserigen vergleichen. Das grosse Verdienst der TODARO'schen Untersuchungen besteht darin, dass er die allerjüngsten Entwicklungsstadien des Keimstocks ziemlich genau untersucht hat, und somit im Stande war die erste Entwicklung einiger Organe zu beobachten. So ist von ihm die erste Bildung des Entoderm (des Eierstocksrohrs, Kow.) beschrieben. Obgleich er dasselbe irrthümlich für den von ihm genannten »cumulus primitivus« hält, welcher die wesentlichste Rolle bei der Bildung der Knospen spielen soll, so bleibt doch ein wichtiges Ergebniss seiner Untersuchungen, dass nämlich der cumulus primitivus aus den Zellen des Elaeoblastes



entsteht, unangefochten. Während es den früheren Beobachtern, wie auch mir nicht gelungen ist, die erste Anlage dieses Theiles zu beobachten, gibt Prof. TODARO eine Reihe von Längsschnitten (siehe seine Figuren 45—48 loc. cit. Taf. V), welche eine genaue Uebersicht der Entwicklung des Entoderms darstellen, obgleich er dieselben in einer abweichenden Weise deutet.

TODARO theilt die ganze Entwicklung der Salpen in 7 Stadien. Die Abbildungen, welche er für die ersten Stadien anführt, sind (ausgenommen Fig. 50) vollkommen richtig, und man kann ohne Mühe die entsprechenden von mir beschriebenen Theile in ihnen auffinden. In Fig. 50 gibt er einen Querschnitt, dessen Richtigkeit ich bestreiten muss. Man sieht an demselben einen Zustand, in welchem der cumulus primitivus ausgewachsen ist, indem er den Zwischenraum zwischen der Haut des Keimstocks und dem Athemrohr vollkommen ausfüllt und vier Zellenhügel (cumuli cellulari) bildet. Ein solches Stadium ist mir nie zur Beobachtung gekommen, obgleich ich die ersten Stadien, von dem von TODARO in Fig. 48 abgebildeten angefangen, genau studiren konnte. Dass das Vorkommen eines solchen Stadiums auf einem Missverständniss beruht, ist schon aus der Vergleichung der Fig. 50 mit Fig. 51, welche ein unmittelbar folgendes Stadium repräsentirt, ersichtlich. Wie kann man das Auftreten der vier Röhren, welche in den sogen. lateralen und blastodermischen Knospen (bottoni laterali und bottoni blastodermici) von TODARO erscheinen und von einem schönen cylindrischen Epithel begrenzt sind, erklären? TODARO äussert sich darüber ganz einfach, indem er sagt, dass in der Mitte jeder der vier Knospen eine Keimhöhle oder Furchungshöhle der neueren Formation erscheint, während die Furchungshöhle, welche sich in dem primitiven Keimhügel gebildet hat, plötzlich verschwindet (TODARO loc. cit. pag. 58). Er verweist dabei auf seine Fig. 51. Ich muss gestehen, dass ich weder die primitive Furchungshöhle, noch die secundäre auf TODAROSchen Abbildungen sehe. In dem Stadium, in welchem die primitive Furchungshöhle dargestellt sein muss, ist keine Höhle abgebildet, obgleich die Stelle, wo sie existiren muss, durch Buchstaben bezeichnet ist (Fig. 48 *cs* loc. cit. Taf. V). Was die secundäre Furchungshöhle anbetrifft, so ist das Vorkommen derselben in den Figuren von TODARO gar nicht angegeben. Wir haben in den Abbildungen keine Beweise dafür, dass eine solche Höhle wirklich existirt. Wir finden aus dieser Zeit nur zwei Stadien bei TODARO abgebildet; in einem davon (Fig. 50 l. c.) stellt der cumulus primitivus eine solide, den



Zwischenraum zwischen der Haut und dem Athemrohr ausfüllende Masse dar, das andere (Fig. 51 l. c.) repräsentirt den cumulus in Form von vier Knospen (*bottoni*), welche die Höhlen einschliessen. Ein Zwischenstadium, welches gerade als Begründung der TODARO'schen Ansichten am wesentlichsten erschiene, ist nicht vorhanden; deswegen bleibt eine sehr wesentliche Frage über die Entstehung der wichtigen Theile des Keimstocks offen. Diese Frage klärt sich jedoch leicht auf, wenn man darauf achtet, dass in den jüngsten Stadien des Keimstocks, in denen nämlich, welche der Fig. 48 von TODARO entsprechen, schon alle Theile des Keimstocks, die man auf der TODARO'schen Fig. 51 sieht, existiren. Man braucht nur die Längsschnitte mit den Querschnitten zu vergleichen um eine richtige Ansicht von der Entstehung der Keimstocktheile zu gewinnen.

Um sich beim Vergleich der TODARO'schen Angaben mit den unserigen leichter zu orientiren, muss ich die Bezeichnung hervorheben, welche TODARO und ich einem und demselben Theile des Keimstocks geben. TODARO unterscheidet vier Knospen (*bottoni*), welche bei der Entwicklung des Salpenkörpers eine vorzügliche und selbst ausschliessliche Rolle spielen. Dieselben Theile konnte ich selbst in allen Querschnitten unterscheiden. Die Blastodermknospen (*bottoni blastodermici*) entsprechen ihrer Lage nach den Theilen des Keimstocks, welche ich als Mesodermanlagen bezeichnet habe; unter den Lateralknospen (*bottoni laterali*) versteht TODARO die Theile, welche ich als Anlage des Nervensystems und als Entoderm bezeichnet habe und zwar »*bottone laterale che dà la materia nutritiva*« entspricht vollkommen meinem Entoderm (man sieht selbst an den Abbildungen von TODARO die Eieranlagen); »*bottone laterale originario dello stoloblasto*« stellt die Anlage des Nervensystems resp. des Nervenrohrs dar.

Das zweite Stadium von TODARO ist durch die Entwicklung der Blutgefässe und Veränderungen der Blastodermknospen characterisirt. Die Bildung der Blutgefässe geschieht nach TODARO dadurch, dass die vier Lacunenräume, welche zwischen den vier Knospen des Keimstocks nach der Bildung der letzteren entstehen, mit den naheliegenden Blutgefässen des Mutterleibes in Verbindung treten. Die in solcher Weise entstehenden Bluträume sollen durch den beständigen Blutzufluss so viel erweitert werden, dass die früher dem Athemrohr naheliegenden Lateralknospen in Folge des Blutdruckes von dem letzteren sich lostrennen und nun der äusseren Wand des Keimstocks anliegen sollen. Die Verbindung der beiden Seitengefässe am hin-

teren Ende des Keimstocks soll durch die Zusammenziehung des Athemrohres geschehen, in Folge dessen ein Raum entsteht, durch welchen das Blut von einem Gefäss ins andere übergeht.

Die eben citirten TODARO'schen Angaben über die Entwicklung der Blutgefässe im Keimstocke weichen von denen, welche ich in diesem Capitel auseinandergesetzt habe, bedeutend ab. Von den anderen Angaben von TODARO muss ich hervorheben, dass derselbe die Gefässe erst ziemlich spät beobachtet hat, während ich dieselben schon in sehr jungen Keimstöcken unterscheiden konnte. Die Frage über den Zeitpunkt, in welchem die Blutgefässe entstehen, erscheint als eine sehr wichtige, weil sie die Differenz unserer Ansichten in Bezug auf die ersten Entwicklungserscheinungen erklären kann. Sind die Gefässe einmal so früh angelegt, wie ich es angebe, so kann man nicht das von TODARO hervorgehobene Wachsthum des cumulus primitivus und die Ausfüllung des ganzen Keimstocks annehmen. Jedenfalls muss ich die Entscheidung dieser Frage späteren Forschern überlassen und gehe nun zur Betrachtung der Angaben Brooks, soweit dieselben die ersten Entwicklungserscheinungen betreffen.

Die Hauptergebnisse der BROOKS'schen Untersuchungen sind schon oben auseinandergesetzt und es bleibt nur übrig dieselben mit unseren Angaben zu vergleichen. Aus der oben citirten Stelle ist ersichtlich, dass die BROOKS'sche Auffassung der Anatomie des Keimstocks von der anderer Forscher bedeutend abweicht. In der Zusammensetzung des Keimstocks gehen nach BROOKS die äussere Haut der Mutter, das Pericardialrohr, zwei Seitengefässe und zwei Eierstocksanlagen ein. Der Unterschied von allen anderen Angaben besteht 1) darin, dass BROOKS kein Athemrohr gesehen hat und 2) dass er zwei Eierstocksanlagen annimmt. Was den ersteren Punct anlangt, so erklärt sich die Sache sehr leicht, wenn man die Abbildungen von BROOKS etwas näher ansieht. Man überzeugt sich bald, dass das Pericardialrohr von BROOKS nichts anderes ist als das Athemrohr anderer Beobachter. Es liegt in der Mitte des Keimstocks und theilt den ganzen Sinusraum in zwei Hälften, welche nur am hinteren blinden Ende des Keimstocks in Verbindung treten. Die Lage dieses Rohres im Keimstocke, sowie die Verhältnisse desselben zu den anderen Organen lässt keinen Zweifel übrig, dass es in der That das Athemrohr und nicht das Pericardialrohr ist. Die Verbindung des BROOKS'schen Pericardialrohrs mit dem Pericardium ist auf seinen Abbildungen nicht dargestellt. Es ist etwas schwer die Duplicität der Eierstocksröhren in den BROOKS'schen Untersuchungen zu

erklären. An Querschnitten kann man sich sehr leicht überzeugen, dass die Anlage des Eierstocks in Form eines einzigen Stranges auftritt und es ist meiner Meinung nach das einzige Mittel sich von der Wahrheit dieser Thatsache zu überzeugen, da man bei der Betrachtung des Keimstocks in toto in dieser Beziehung sehr leicht in einen Irrthum verfallen kann. Es scheint mir sehr möglich zu sein, dass das Nervenrohr, welches von Brooks gar nicht erwähnt ist, für die Eierstocksanlage genommen wurde.

### 3. Ueber die Entwicklung des Salpenkörpers am Keimstocke.

Die in dem vorhergehenden Capitel beschriebenen Zustände können als vorläufige Gruppierung des Materials betrachtet werden, aus dem die Organe der einzelnen Salpen sich entwickeln. Wir haben den Bau des Keimstocks und die Veränderungen, welche in demselben vorkommen bis zu der Zeit verfolgt, wo die erste Spur seiner Theilung in einzelne Salpenindividuen eintritt und gehen nun von diesem Zeitpunkte aus. Die Entwicklungsvorgänge, zu denen wir jetzt übergehen, sind durch die Differenzirung der vorgebildeten Organanlage und die Bildung der Organe characterisirt.

Es wurde schon oben bemerkt, dass die Bildung der einzelnen Salpenkörper am Keimstocksrohr von mehreren früheren Forschern beobachtet und beschrieben wurde, so weit dieselbe von aussen beobachtet werden kann. Der genannte Process beginnt bekanntlich mit dem Auftreten querer ringförmiger Furchen, welche allmählig tiefer und tiefer in die innere Masse des Keimstocks greifen und endlich dieselbe in eine Anzahl von Salpen theilen. Die Untersuchung des Keimstocks in toto gibt auch hier keine vollkommen richtigen Ergebnisse in Bezug auf die Form der Querfurchen, so wie in Bezug auf die Lagerungsverhältnisse der Salpenreihen im Keimstocke. Die Ringfurchen, welche als solche bei der Untersuchung der ganzen Keimstöcke sich darstellen, haben bei der genaueren Untersuchung der Querschnitte nicht vollkommen ringförmige Gestalt, welche sie bei der oberflächlichen Betrachtung des Keimstocks scheinbar besitzen. Die Bildung der Furchen geht selbst auf dem ganzen Umfang des Querschnittes nicht gleichzeitig vor sich, sondern in der vorderen (neuralen) Seite des Keimstocks treten die Furchen viel früher als in der entgegengesetzten (haemalen) auf. Alle diese Verhältnisse sind von nicht geringer Bedeutung für das Verständniss der Zusammensetzung der Salpenkette in ihrem ausgebildeten Zustand, so wie für

das Verständniss unserer weiteren Beschreibung der Querschnitte. Deswegen halte ich für zweckmässig, vor der Untersuchung weiterer Stadien die Form der Querfurchen und die Lage der Salpenindividuen in der Kette etwas genauer zu berücksichtigen.

Die Querfurchen bilden sich zuerst an den Theilen des Keimstocks, welche wir als Seitentheile bezeichnet haben und die den Rückentheilen der späteren Salpenindividuen entsprechen. Sie verbreiten sich sehr bald von dieser Stelle zuerst nach vorn hin und erst später bemerkt man sie auch in den hinteren Theilen des Querschnittes, wo das Entoderm sich befindet. An beiden letztgenannten Stellen laufen die Querfurchen an einander vorbei und gerade hier kann man sich überzeugen, dass sie zusammen keinen vollständigen Ring bilden, sondern in einander greifen. Zuerst sieht man das an der neuralen und später an der haemalen Seite des Querschnittes, welcher eine gemeinschaftliche Anlage eines Salpenpaares darstellt. Die Formverhältnisse der Furchen werden durch die beigelegten Figuren ziemlich genau erläutert. Die erste von den drei Figuren stellt den Beginn, die beiden letzteren den Schluss der Abtrennung eines Salpenpaares dar.

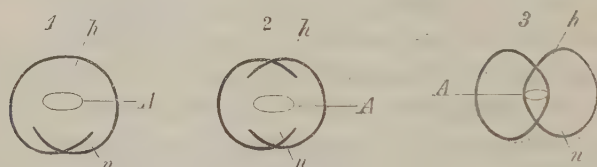
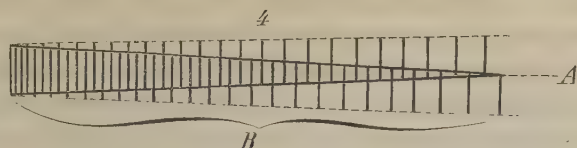


Fig. 1, 2, 3. Schematische Darstellung dreier Querschnitte des Keimstocks aus der Zeit der Bildung der Querfurchen. *n*, Neuralseite, *h*, Haemalseite des Keimstocks, *A*, Athemrohr.

Ist die Bildung der Furchen so weit vorgeschritten, dass die beiden Salpen in einem Querschnitte als getrennte Gebilde erscheinen, so können die weiteren Formveränderungen, in Folge deren die beiden Individuen immer mehr und mehr auseinander rücken durch den Wachstumsprocess der gebildeten Individuenanlagen erklärt werden. Das Wachstum geht am meisten in den Rücken- und hinteren (haemalen) Endtheilen der Anlagen vor sich, indem die dem sogen. Stammrohr anliegenden Bauchtheile verhältnissmässig feiner werden. In Folge des Wachstums der hinteren Theile der Salpenindividuen wird das sog. Stammrohr resp. Athemrohr und die Seitengefässe immer nach vorn geschoben, was wir bei der Betrachtung der Querschnitte genauer kennen lernen werden. Stellt man alle nun hervorgehobenen Verhältnisse zusammen, so kann man die



Lagerung der Salpenindividuen und das Verhältniss derselben zum Stammrohr ganz gut durch folgendes einfaches Schema verdeutlichen.



Dasselbe stellt einen schematischen Längsschnitt des Keimstocks mit den daran hängenden Salpenindividuen vor. Die letzteren sind durch quere Linien bezeichnet (*B*), indem das im Innern des Keimstocks liegende Dreieck (*A*) das Stammrohr vorstellt. Das letztere ist im vorderen Theil des Keimstocks von *Salpa democratia* (nicht aber der anderen Salpenspecies) viel breiter als im hinteren, wo es, wie wir später sehen werden, vielmehr eine zwischen den Seitengefässen liegende lamellenförmige Scheidewand darstellt. Das Verhältniss der Salpenknospen zum Stammrohr kann aus dem Schema sofort ersehen werden; man sieht nämlich, dass in den vorderen Theilen das Athemrohr den grössten Theil des Querschnittes einnimmt, während es in dem hinteren Theil nur sehr klein erscheint.

Nach dieser vorläufigen Uebersicht der äusseren Bauverhältnisse des Keimstocks wenden wir uns zur Betrachtung der Querschnitte und zwar zunächst jener, an welchen die Bildung der Salpenindividuen eben beginnt (Fig. 12, 13 und 14). Wir haben den Keimstock in einem Stadium verlassen, in welchem die Anlagen der verschiedenen Organe in jedem Querschnitte in der Einzahl und nicht doppelt erscheinen (Fig. 11). Als doppelt tritt nur in diesem Stadium das Mesoderm auf, welches schon vom Beginn der Entwicklung in Form von zwei symmetrisch gelagerten Zellenhaufen und Röhren (Pericardialröhren) entsteht. Es ist aber bekannt, dass in jedem Querschnitte zwei Salpenindividuen sich befinden und deswegen bestehen die nächsten Veränderungen in der Verdoppelung der eben erwähnten Anlagen im Keimstocke.

In Fig. 12 treffen wir schon sehr wichtige Fortschritte im Bau des Keimstocks an. Der Querschnitt stellt das Stadium dar, in dem die Querfurche, welche die Grenze zwischen den zwei Kettengliedern bezeichnet, schon das vordere Ende des Querschnittes erreicht und dasselbe in zwei hintereinander liegende Abschnitte getheilt hat. Die typische Form der Furche und namentlich die Kreuzung der Enden derselben sind aus der Abbildung zur Genüge ersichtlich.

Die nächste Folge der Theilung offenbart sich im Bau der im vorderen Theile liegenden inneren Organe und zwar vorerst in dem des Nervenrohres. Auf dem Querschnitte (Fig. 12) sieht man nur den oberen Abschnitt des Nervensystems, welcher dem oberen Individuum gehört; die Anlage des Nervenganglions des nach unten liegenden Individuums bemerkt man nicht; das hängt davon ab, dass der untere Abschnitt des Nervenrohres vom oberen beinahe vollkommen bedeckt wird. Man kann jedoch aus der Lage des oberen Abschnittes und aus dem Verhältniss desselben zu anderen Organen, namentlich aus seiner schiefen Stellung im Querschnitte schliessen, dass das Nervenrohr nun keineswegs ein gerades Rohr darstellt, sondern in Folge der Furchenbildung in eine Anzahl (in jedem Querschnitte zwei, von Abschnitten abgeschnürt ist. Im folgenden Stadium (Fig. 13) sieht man diese Veränderungen in intensiverer Weise ausgeprägt, indem hier die beiden Abschnitte in Form von geschlossenen Blasen in beide Individuen des Kettengliedes übergegangen sind (Fig. 13 *N*).

Während im neuralen Theile des Keimstockgliedes die eben hervorgehobenen Veränderungen vor sich gehen, bleibt die haemale Seite desselben noch ungetheilt. Im Innern des haemalen Theiles bemerkt man jedoch sehr wichtige Veränderungen, welche als Fortsetzungen der schon früher erwähnten Differenzirungen des Entoderms betrachtet werden müssen. Wir haben gesehen, dass in letzterem allmählig zwei Theile sich bilden: ein peripherischer, aus cylindrischen Zellen bestehender Theil, welchen wir nun als Anlage der Athemhöhle bezeichnen können, und ein anderer nach Innen liegender Theil, welcher die Anlage des Eierstocks darstellt. Der peripherische Theil zeigt in den auf Fig. 12 und 13 abgebildeten Querschnitten sehr wichtige Veränderungen, indem er sich in ein Rohr verwandelt. In Fig. 14 sieht man den Beginn dieser Umwandlung. Die Zellen, welche am Rande des schichtenförmigen äusseren Theiles der Entodermanlage stehen, wachsen nach der Eierstocksanlage zu, in Folge dessen die Anlage der Athemhöhle in diesem Stadium die Form einer Rinne bekommt. Im folgenden Stadium (Fig. 13) ist diese Umwandlung noch weiter vorgeschritten, indem sich die Rinne in Folge des Zusammentreffens ihrer Ränder in ein geschlossenes Rohr verwandelt (Fig. 13 *Ah*).

Im zweiten Theile des Entoderms, resp. in der Anlage des Eierstocks, bemerkt man keine wesentlichen Veränderungen. Es ist nur zu bemerken, dass die im Inneren desselben liegende Zelle — die

Eizelle — in diesem Zustande immer mehrere Kerne (2—3) enthält, von denen, — vorläufig bemerkt —, nur einer sich in ein Keimbläschen verwandelt, die anderen aber, welche wir als »Nebenkerne« bezeichnen, später verschwinden.

Ist die Athemböhle einmal gebildet, so gehen die Veränderungen im haemalen Theile der Keimstocksglieder in analoger Weise mit denen der vorderen (neuralen) vor sich. Sie bestehen namentlich darin, dass die Furche, welche vorn die zwei Salpenanlagen sondert, nach hinten sich fortsetzt und hier dieselbe Sonderung bedingt. Es ist aber sehr schwer einen guten Querschnitt von diesem Stadium zu erhalten; ich glaube darum, weil dieses Stadium sehr rasch in das nächste übergeht. Wenigstens konnte ich aus mehreren von mir untersuchten Keimstöcken nur einige Querschnitte bekommen, die aber nicht vollkommen senkrecht zur Keimstocksaxe geführt waren. Einen davon habe ich in Fig. 14 dargestellt; obgleich derselbe nicht ganz symmetrisch ist, kann er doch im Zusammenhange mit weiteren Entwicklungsstadien (Fig. 15 u. folgende) die nun hervortretenden Veränderungen genügend erklären. Der Querschnitt (Fig. 14) ist bei einem Individuum des Keimstocksgliedes durch den vorderen, bei dem anderen durch den hinteren Theil geführt, was aus der oben hervorgehobenen Form der Furche und aus der Lage der Individuen in der Salpenkette leicht verständlich ist. In den späteren Stadien, in welchen die Sonderung der Salpenindividuen noch weiter vorgeschritten ist, kann man keine Querschnitte mehr bekommen, welche durch ein und denselben Theil beider Individuen durchgehen; man sieht immer einige Organe in einem Individuum, andere in dem anderen, und nur wenn es gelingt einen Schnitt gerade durch die Furchen zu führen, welche ein Glied der Kette begrenzen, wie man es z. B. auf Fig. 15 sieht, bekommt man alle Organe beider Individuen zu Gesicht. Man kann aber ein solches Bild nur aus den Stadien bekommen, in welchen die Individuen schon ziemlich weit von einander gerückt sind, so dass sie nur in dem mittleren Theile mit einander verbunden erscheinen. Fertigt man aber einen solchen Querschnitt aus jüngeren Stadien, wie es z. B. Fig. 14 repräsentirt, so wird der Bau beider Individuen nicht ganz klar, weil die in der Mitte des Querschnittes liegenden Organe — Athemböhle, Eierstock —, welche noch beinahe übereinander liegen, im Schnitte einander decken.

Wie gesagt, stellt der Querschnitt (Fig. 14) die vordere Hälfte eines Individuums und die hintere des anderen dar. Da die letztere

uns nun besonders interessirt, so gehen wir zur Betrachtung derselben über. Die wichtigsten in diesem Theil bemerkten Veränderungen bestehen in der vollkommenen Sonderung des Entoderms in zwei Theile (Athemhöhle und Eierstocksanlage), welche in die beiden in der Bildung begriffenen Individuen übergehen und dort die gesonderten Anlagen der gleichnamigen Organe bilden. Da die Quersfurchen von der Peripherie aus zur Mitte des Keimstockrohres eindringt, schnürt sie zuerst die peripherischen Theile der Entodermanlage resp. die Anlage der Athemhöhle ab, welche wir im Querschnitte in Form einer Blase etwas seitwärts von der Mittellinie des Querschnittes antreffen (Fig. 14 *Ah*). Was den histologischen Bau derselben betrifft, so ist derselbe sehr wenig verändert. Die Wand der Athemhöhlenblase besteht, wie vorhin, aus cylindrischen Zellen. Die Sonderung der Eierstocksanlage ist viel weniger ausgesprochen als die der Athemhöhle. Der Eierstock ist nur in seiner Peripherie getheilt; im centralen Abschnitte, in welchem nämlich die Kerne liegen, sind noch die beiden einzelnen Anlagen so übereinander gelagert, dass sie zusammen einen ungetheilten Strang darstellen. Die Form der Eierstocksanlage kann nun mit einer Gabel verglichen werden, deren beide Zinken nach der Peripherie des Querschnittes auseinander gehen. Die letzteren liegen nun zwischen der Athemhöhle und der Mesodermanlage (Fig. 14 \*).

Die weiteren Entwicklungsstadien können durch die definitive Ausbildung der eben besprochenen Organanlagen und durch die Divergenz der beiden Individuen im Kettengliede characterisirt werden. In dieser Entwicklungsperiode geht die Ausbildung der Form einzelner Individuen vor sich, welche auch mehrere Veränderungen in der gegenseitigen Lage der Organe mit sich führt. Wir gehen nun zur Betrachtung dieser Entwicklungsvorgänge über und zwar zunächst zu denen, welche auf den Figuren 15, 16 u. 17 dargestellt sind. In dieser Reihe von Querschnitten sieht man den Anfang des Sonderungsprocesses der Salpenindividuen; sie zeigen uns, dass ein Theil der von Anfang vom Mutterleibe in den Keimstock eintretenden Organe, nämlich Athemrohr und Seitengefässe, keinen Antheil an der Bildung der Salpenindividuen nehmen.

Im Querschnitte Fig. 15 sehen wir die beiden Individuen des Kettengliedes noch so innig mit einander verbunden, dass der Bauchtheil des oberen Individuums den gleichnamigen Theil des unteren noch vollkommen deckt. In Folge dessen können wir bei einer gewissen Focaleinstellung nur eine Athemhöhle und einen Eierstock



scharf unterscheiden. Der Deutlichkeit halber habe ich die beiden Individuen mit verschiedenen Farben gezeichnet.

Vergleicht man dieses Stadium (Fig. 15) mit dem vorhererwähnten (Fig. 14), so kann man sich leicht überzeugen, dass die Divergenz beider Individuen in diesem Zustande durch das Wachsthum der Rückentheile beider bedingt ist. Was Vorder- und Hinter-Theil der Individuen anlangt, so kann man nun auch ein Ueberwiegen des letzteren dadurch bemerken, dass das Stammrohr (Seitengefässe und Athemrohr) mehr nach vorn vorgerückt ist, ein Verhältniss, welches in späteren Stadien progressiv wird. Die wichtigsten Veränderungen im Bau beider Individuen betreffen hauptsächlich die Eierstocksanlage und die Athemhöhle. Die erstere ist nun vollständig in den früher angedeuteten Raum zwischen Mesoderm und Athemhöhle ausgewandert und stellt einen birnförmigen Körper vor, dessen breiteres Ende gegen die Peripherie des Individuenkörpers, der zugespitzte Theil gegen die Höhle des Stammrohres gerichtet ist. Mit den zugespitzten Enden sind die Eierstöcke beider Individuen noch mit einander verbunden. Einen sehr wichtigen Fortschritt stellt der Eierstock in diesem Zustande im Vergleich mit dem vorherbetrachteten in histologischer Beziehung dar. Er enthält nämlich nur einen einzigen Kern und stellt somit, wie im ausgebildeten Zustande, nur eine einzige Zelle — die Eizelle — dar, welche in der Eihülle eingeschlossen ist. Auf welche Weise das Verschwinden der anderen Kerne (Nebenkerne) vor sich geht, konnte ich nicht nachweisen. Der bleibende Kern erscheint als ein Bläschen, in welchem man schon feinkörnige Stränge leicht unterscheiden kann. Auch der den Kern umgebende Protoplasmahof unterscheidet sich keineswegs von dem der ausgebildeten Eier.

Die Athemhöhlenblase (Fig. 15 *Ah'*) stellt einen ovalen Sack dar, liegt gerade unter dem Eierstock und besteht aus denselben cylindrischen Zellen, die wir schon im vorhergehenden Stadium gesehen haben. Der Unterschied besteht in einer Grössenzunahme der Athemhöhle und noch darin, dass dieselbe nun nicht unmittelbar der Haut anliegt, sondern von derselben durch eine Zellenlage getrennt ist. Diese Zellenlage gehört dem mittleren Keimblatte an, welches von der Rückenseite des Individuums nach der Bauchseite sich fortsetzt. Ueber das Verhalten des mittleren Keimblattes erhält man eine gute Vorstellung, wenn man Längsschnitte des Keimstocks anfertigt und damit die Querschnitte der einzelnen Salpen beobachtet. Man überzeugt sich dann (Fig. 23, 24 und 25), dass das mittlere

Keimblatt auch in späteren Stadien im hinteren Theile des Individuums das untere Keimblatt resp. die Athemhöhle vollkommen umhüllt, während es in der Mitte des Körpers nur den oberen und die seitlichen Theile bedeckt und bis zur Basis der Bauchfalten reicht. Ich muss hier vorläufig bemerken, dass dieses Verhalten nur bei der ungeschlechtlichen Entwicklung der Salpen auftritt, bei der Entwicklung aus dem Eie finden wir nichts ähnliches vor.

In den darauf folgenden Entwicklungsstadien (Fig. 16 u. 17) tritt ein sehr scharf ausgeprägtes Wachsthum der hinteren Theile der Individuen hervor, welches eine allmälige Divergenz der Individuen in ihren vorderen Theilen bedingt. In Folge des letztgenannten Processes geschieht das schon oben erwähnte Heraustreten des Stammrohres, welches in allen früheren Stadien im Innern des Keimstocks lag, in allen folgenden aber nach aussen von diesem liegt. Das Heraustreten des Stammrohres erfolgt allmähig und in Fig. 16 u. 17 sehen wir dasselbe nur mit seinem oberen Theile zwischen den beiden Individuen hervorragen, während es in den weiteren Stadien ein gesondertes, schon von früheren Beobachtern beschriebenes Rohr darstellt. Vergleicht man eine Reihe hintereinander folgender Querschnitte einer sich bildenden Salpenkette, wie solches z. B. an Fig. 15—19 dargestellt ist, so kann man die allmähige Ausbildung des Stammrohres ziemlich genau verfolgen und sich überzeugen, dass dieser Process hauptsächlich dem Wachsthum der hinteren Körpertheile der Kettensalpen parallel läuft und von dem letzteren bedingt ist. Das Stammrohr bildet sich aus drei Theilen: dem äusseren Epithel, den Seitengefässen oder Bluträumen und dem Athemrohre. Die beiden letztgenannten Organe sind schon von dem ersten Beginn der Keimstockbildung vorhanden; die epitheliale Umhüllung kommt aus dem gemeinsamen Epithel des Keimstocks, welches in Folge des Heraustretens der Bluträume und des Athemrohres denselben dicht anliegt und sie umhüllt. Was den Bau dieser drei genannten Theile anlangt, so bieten zwei davon: das Epithel und die Seitengefässe keine besonderen Veränderungen dar; nur ist zu bemerken, dass das äussere, unmittelbar in das des Salpenkörpers übergehende Epithel, im Vergleich mit letzterem sehr dünn erscheint. Obgleich die Abplattung der Epithelialzellen des Stammrohres plötzlich geschieht, kann man doch an der Uebergangsstelle des vorderen Theiles des Salpenkörpers und des Stammrohres verschiedene Stadien der Abplattung beobachten (Fig. 16 u. 17). Das in der Mitte des Stammrohres gelagerte Athemrohr (Fig. 16 *Ar*) stellt je-

doch bedeutende und sehr wichtige Veränderungen dar. Man kann dieselben schon in früheren Stadien bemerken, wo sie in einer Verdünnung der Wände des Athemrohres und in dem allmäligen Verschwinden der Höhle bestehen. Dieses Verschwinden kann man schon auf Fig. 13 sehen, in einem Stadium also, in welchem die Bildung der Individuen eben begonnen hat. In weiteren Stadien geht diese regressive Entwicklung immer weiter vor sich, so dass sich endlich das Athemrohr in eine zwischen beiden Seitengefässen liegende Scheidewand verwandelt, wie wir es auf Fig. 16, 17, 18 und folgenden antreffen. ESCHRICHT hat schon diese Scheidewand bemerkt und sie abgebildet, jedoch nicht näher beschrieben. HUXLEY war der erste, welcher sowohl die Scheidewand, als auch das Athemrohr erkannte, er nennt dasselbe »central tube«, hat aber, wie es scheint, die wahre Natur dieses Gebildes nicht erkannt. KOWALEVSKY hat endlich das Athemrohr vollkommen richtig gedeutet; nach ihm soll es aber bei der Entwicklung der Salpenkörper theilnehmen. Ich muss gegen diese Annahme hervorheben, dass das Athemrohr, sowie die Seitengefässe vollkommen provisorische Gebilde sind und sich in keiner Weise bei der Bildung des Salpenkörpers betheiligen.

Die inneren Veränderungen in den eben betrachteten Stadien sind ziemlich beachtenswerth, da wir nun schon einige weitere Differenzirungen der beschriebenen Organanlagen antreffen. Was zuerst die Haut betrifft, so erscheint dieselbe etwas verdickt, was von dem Längswachsthum der sie zusammensetzenden Zellen herrührt. Das Nervenganglion, welches während aller von uns betrachteten Stadien allmähig wächst, erreicht jetzt eine verhältnissmässig enorme Grössenentwicklung und nimmt (Fig. 17 *N'*) beinahe die Hälfte des ganzen Körpers ein. Bei diesem Wachsthum ändert sich der histologische Bau des Ganglions, indem seine Wand nun nicht mehr aus einer Schicht Cylinderzellen besteht, sondern mehrschichtig, und in Folge dessen viel dicker als früher geworden ist. Wir treffen die ersten Zeichen dieser Verdickung und der Massenzunahme des Ganglions schon auf Fig. 16, wo die Vermehrung der Zellen scheinbar begonnen hat, indem die peripheren Zellen des Ganglions noch cylindrisch, die centralen — polyedrisch sind. Im Mesoderm bemerkt man eine Sonderung von zwei Zellengruppen — eine beinahe in der Mitte der Körperoberfläche, und eine andere am vorderen Theile des Körpers. Beide sind die Anlagen der ringförmigen Muskeln, welche die Ingestions- und Egestionsöffnungen umgeben. In der Athemhöhle finden



wir schon die Anlage des Darmtractus (Fig. 17 *D*), welche, wie bei der embryonalen Entwicklung<sup>1)</sup> in Form eines hohlen Vorsprungs der Athemhöhle zum Vorschein kommt. Unter der Athemhöhle bemerkt man einen Zellenhaufen (Fig. 17 *H<sub>z</sub>*), welcher nichts anderes ist, als die Anlage des Herzens. Dass dieselbe hier compact erscheint, während sie in Wirklichkeit hohl ist, rührt von der Richtung des Schnittes her, welcher durch den Rand des Pericardialschlauches ging. Endlich muss ich bemerken, dass die sogen. Kloakalhöhle in diesem Stadium ziemlich weit ausgebildet ist. An Querschnitten kann man sich leicht überzeugen, dass dieselbe keine besondere Höhle, sondern nur die Fortsetzung der Athemhöhle darstellt (s. Fig. 23, 24 und 25) und, da sie von der letzteren in Längsschnitten durch den cylindrischen Kiemenstrang abgetrennt erscheint, so tritt sie daselbst in Form einer scheinbar besonderen Höhle auf. Die Kieme, welche nun in Form eines Zellenstrangs erscheint (Fig. 17 *K*), entsteht, wie wir schon oben gesehen haben, aus dem Theile des Keimstocks, welchen wir als Eierstocksanlage bezeichnet haben. Der hintere Theil dieser Anlage, in welchem die Eizelle liegt, verwandelt sich später in den Eierstock, der vordere bedeutend grössere Theil erweist sich als Kieme. In der Anlage der Kieme können wir nun eine peripherische Lage von cylindrischen Zellen und eine innere Masse von kugelförmigen Zellen unterscheiden. Der Eierstock (Fig. 17 *E*) stellt nun ein kleines aus platten Zellen bestehendes Bläschen dar, welches im Innern das ziemlich ausgebildete Ei enthält und der Athemhöhlenwand von der Rückenseite dicht anliegt.

Wir haben nun die Anlagen aller Organe des Salpenkörpers betrachtet und können zur Besprechung der Literatur über die Bildung der Salpenorgane übergehen. Zunächst müssen wir die Angabe von ESCHRIGHT und LEUCKART betrachten, welche schon oben von uns erwähnt wurde und darin besteht, dass jeder Salpenkörper in Form von zwei Knospen angelegt sein soll, von denen eine als die Anlage des vorderen, die andere als Anlage des hinteren Körperteiles dient. Wir wissen, dass diese Angabe aus der Beobachtung des Keimstocks in toto, nicht an den Querschnitten angestellt wurde, und dies allein genügt schon um den Irrthum zu erklären. Ich brauche kaum hervorzuheben, dass in der That keine solche Bildung der Anlagen für zwei Knospen zur Ausbildung des Salpenindividuums

<sup>1)</sup> Zeitschr. für wiss. Zoologie Bd. XXVII Hft. 2.



vorkommt. Man kann aber sehr leicht, wenn man den Keimstock nur von der Oberfläche beobachtet, solche Knospen annehmen und zwar darum, weil in gewissen Stadien die vorderen und hinteren Theile der in der Bildung begriffenen Salpenindividuen wirklich über die Oberfläche des Keimstocks sich buckelförmig erheben. In den späteren Stadien werden diese Erhebungen ausgeglichen und es scheint bei der oberflächlichen Betrachtung des Keimstocks, als ob die in Form von buckelförmigen Knospen angelegten Theile des Salpenkörpers miteinander zusammengefloßen seien. Wenn man aber diese Beobachtungen durch Querschnitte controlirt, so überzeugt man sich sogleich von der Irrthümlichkeit jener Annahme. Man sieht nämlich dass die muthmasslichen Knospen keine selbstständigen Gebilde vorstellen, dass sie hingegen von Anfang an miteinander verbunden sind.

Die erste ausführliche Darstellung der Entwicklung der Salpenorgane treffen wir in der Abhandlung von TODARO, die wir nun besprechen wollen. Ich habe schon oben gezeigt, dass meine Abbildungen von denen TODARO's in Bezug auf die ersten Entwicklungsstadien sehr wenig, selbst gar nicht verschieden sind. Ungeachtet dessen differiren doch unsere Ansichten in Bezug auf die Entwicklungsvorgänge im höchsten Grade. Die Hauptdifferenz besteht darin, dass die Entwicklung der Salpenorgane nach TODARO aus einer undifferenzirten Zellenmasse den sog. bottoni blastodermici (mittlere Zellenlage) vor sich geht, während nach meinen Angaben dieselbe aus präexistirenden, aus den Theilen des Keimstocks entstehenden Anlagen sich bildet. Nach TODARO sollen alle Theile des Keimstocks, welche ich als Anlage des Nervensystems, als Entoderm, Ectoderm bezeichnet habe, theilweise verschwinden (Ectoderm), theilweise in Nahrungsmasse (das Entoderm) oder in den Stoloblast (die Anlage des Nervensystems) übergehen. In Folge dessen entstehen die Organe der Salpen nach TODARO's Angaben in ganz verschiedener Weise, als ich es beobachtet habe. So entsteht z. B. die Athemböhle zuerst in Form einer Schicht, welche ähnlich der Bildung des Darmcanals bei Vertebraten durch Zusammenwachsen ihrer Ränder zu einer Höhle sich schliesst. Sie soll durch die Nahrungsmasse ausgefüllt werden. Die Entstehung des Nervenganglions wurde von TODARO nicht beobachtet. Er hebt nur hervor, dass in einem gewissen Stadium das Nervenganglion in jedem Individuum vorhanden sei. Die übrigen Organe entwickeln sich durch die Differenzirung der drei Keimblät-

ter, welche aus den bottoni blastodermici entstehen. Ueber die Entstehungsweise dieser Organe finden wir bei TODARO sehr wenige Angaben vor.

Indem ich die Frage über die Richtigkeit unserer so differenten Ergebnisse weiteren Untersuchungen überlasse, kann ich doch nicht umhin, einige Ungenauigkeiten der TODARO'schen Untersuchung hervorzuheben. Es scheint mir, dass jene höchst originelle Ansicht von TODARO hauptsächlich dadurch sich bildete, dass 1) dieser Forscher sehr viele Zwischenstadien durchaus nicht beobachtet hat und dass er 2) seine Studien mit eigenthümlichen vorgefassten theoretischen Ansichten begonnen hatte. Vergleicht man nämlich das von TODARO in Fig. 55 abgebildete Stadium mit dem folgenden (loc. cit. Fig. 56 Taf. V), so bemerkt man gleich, dass zwischen den beiden eine grosse Lücke besteht; in der Zwischenzeit, welche dieser Lücke entspricht, geht bei *Salpa democratica* die Entwicklung der meisten Organe vor sich. Die Wichtigkeit dieser Lücke bei der Beobachtung der Entwicklung geht schon daraus hervor, dass alle von TODARO aufgestellten Sätze: über das Verschwinden des Ectoderms, über die Verwandlung der beiden bottoni laterali in die Nahrungsmasse und in Stoloblast durchaus unbegründet erscheinen. Man sieht aus den Abbildungen Nichts, was auf diese Verwandlungen hinweist und deswegen scheint es, wenigstens mir, als ob diese Angaben mehr aus theoretischen Gründen, als aus positiver Beobachtung abgeleitet seien. TODARO bemüht sich zu beweisen, dass die Entwicklung der Salpen nach dem Typus der Wirbelthierentwicklung vor sich gehe, und, wie in manchen von diesen letzteren, die Keimblätter in Form von ein- oder mehrschichtigen Zellenlagen auftreten, so sollten sie auch bei den Salpen diese Form besitzen.

In derselben Weise, wie die TODARO'schen Angaben, muss ich auch die BROOKS'schen für unerwiesen halten. BROOKS hat keine Querschnitte des Keimstocks gemacht; ohne Querschnitte kann jedoch eine genaue Untersuchung des Baues des Keimstocks und der Entwicklung der Salpenorgane kaum unternommen werden. Die Abbildungen von BROOKS sind so schematisch, dass es bei der Vergleichung derselben mit den Querschnittspräparaten sehr schwer ist die Theile, welche BROOKS beschreibt, auf dem Präparate zu finden. So konnte ich z. B. keine Präparate auffinden, welche mir die BROOKS'sche Annahme über die Entwicklung des Nervensystems und des Nahrungscanals erklären könnten. BROOKS gibt namentlich an, dass diese Organe aus einer und derselben Anlage (nämlich aus dem

inneren Rohr) entstanden. Die zum Beweise dieser Annahme beige-fügten Abbildungen entsprechen keineswegs ihrem Zwecke.

Die definitive Entwicklung der Organe, welche nach der Differenzirung der Salpenindividuen beginnt und zu der wir nun übergehen, geht vollkommen in derselben Weise vor sich, wie es bei der embryonalen Entwicklung der Salpen von mir beschrieben wurde. Deswegen werde ich zur Vermeidung von Wiederholungen nur auf die Hauptmomente der Entwicklung aufmerksam machen.

Zunächst müssen wir uns zu der Ausbildung der Körperform wenden und die Verhältnisse etwas näher berücksichtigen, in welchen die Salpenkörper zum Stammrohr in den letzten Entwicklungsstadien stehen. Wir werden dabei auch die Leibeshöhle näher betrachten, welche namentlich in den letzten Stadien am meisten sich entwickelt, und, wie es auch bei der embryonalen Entwicklung der Fall ist, während der Celluloseausscheidung durch Cellulosemasse ausgefüllt wird.

Was die Veränderungen der äusseren Körperform anlangt, so sind diese den von mir bei der embryonalen Entwicklung beschriebenen vollkommen identisch. Sie bestehen namentlich im starken Wachsthum des hinteren Körpertheils, welches mit dem Wachsthum der Athemböhle parallel geht. Es führt zu der Ausbildung der definitiven Körpergestalt der Salpen.

Während der ganzen Zeit, in welcher diese Veränderungen vor sich gehen, ändert sich auch das Verhältniss der Salpen zum Stammrohr und es bilden sich im Innern der Salpen die provisorischen Höhlen, welche bei den ganz entwickelten Thieren nicht mehr zu beobachten sind. Das Verhältniss der Salpen zum Stammrohr ist schon bei der ersten Andeutung der Salpenknospen resp. bei der Bildung der ersten Querfurchen am Keimstocke präcisirt (Fig. 13). Da die Bildung der Querfurchen vorn beginnt und da die Rückenseite der Knospe mehr als die Bauchseite verdickt erscheint, so nimmt das Stammrohr in Folge dieser Bauverhältnisse eine mehr einseitige Lage an. Es wird namentlich etwas nach vorn und gegen die Bauchseite jedes Individuums vorgeschoben. Dasselbe Verhältniss treffen wir in den weiteren Entwicklungsstadien (Fig. 14, 15, 16, 17 etc.), nur bewegt sich das Stammrohr immer weiter und weiter nach vorn, was, wie schon oben bemerkt, durch das Wachsthum der hinteren Körpertheile der Salpenindividuen bedingt ist. Während dieser Lageveränderungen nimmt das Stammrohr an Stärke ab und die Verbindungsstelle desselben mit den Salpenindividuen



wird immer enger und enger. In den auf Fig. 16 und 17 abgebildeten Stadien liegt das Stammrohr mit dem grössten Theile seines Umfangs noch in der Höhle des Salpenkörpers, während es schon auf Fig. 19 beinahe vollkommen aus dem Körper herausgeschoben ist. Im folgenden Stadium (Fig. 20) treffen wir das Stammrohr nur mittelst eines kleinen und ziemlich engen Canals mit dem Salpenkörper verbunden. Es hat dabei an Grösse bedeutend abgenommen und zeigt schon alle Erscheinungen der begonnenen Rückbildung. Man kann nun kaum die Zellen in den Bluträumen unterscheiden; was das Athemrohr anlangt, so bildet dasselbe eine lamellenförmige Scheidewand zwischen den beiden Bluträumen.

Die erwähnte Lageveränderung des Stammrohres geht Hand in Hand mit der Schliessung der Salpenkörper. Die letztere vollzieht sich, wie man an einer Reihe von Querschnitten sich überzeugen kann (Fig. 16—20), indem die obere und die hintere Wand des Körpers mit einander verwachsen. Ich muss deswegen das von TODARO hervorgehobene Verwachsen der Seitenränder, als ein Hauptmoment der Schliessung des Salpenkörpers, vollkommen in Abrede stellen.

Während der Entwicklung der Knospen bilden sich in den letzteren zwei Höhlen, welche ihrer Entstehung und Lage nach morphologisch verschieden sind. Eine von diesen Höhlen (Fig. 13—20 *K<sub>h</sub>*) tritt schon sehr frühzeitig auf und stellt eigentlich nichts anderes vor, als einen Zwischenraum, welcher schon bei der Bildung des Keimstocks zwischen dem Ectoderm und den Bluträumen sich herausbildete und die Pericardialröhren enthält. Die Höhle, welche wir als Knospungshöhle bezeichnen können, wechselt in den späteren Stadien ihre Lage und tritt in dem Stadium, in welchem der vordere Theil der Knospen schon angedeutet ist, zwischen dem Mesoderm und den Seitengefässen auf. Bei den Veränderungen des hinteren Körpertheiles der Salpenknospen, namentlich beim Wachsthum desselben, wird diese Höhle immer kleiner und kleiner, bis sie endlich beim Schluss der Körperwandungen vollkommen nach vorn geschoben wird und dort in Form eines kleinen Zwischenraumes erscheint. Später verschwindet sie vollständig.

Die zweite Höhle tritt erst in späteren Stadien auf und ist ihrer Lage nach der Leibeshöhle <sup>1)</sup> homolog. Ich habe gezeigt, dass während der embryonalen Entwicklung der Salpen zwischen Ectoderm und Mesoderm eine Höhle erscheint, welche ich als Leibeshöhle

<sup>1)</sup> S. meine »Embryonale Entwicklungsgeschichte der Salpen« in Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XXVII Hft. 2.



bezeichnet habe; während der Entwicklung der Cellulose füllt sich diese Höhle mit der letzteren vollkommen aus und ist bei den ausgebildeten Salpen durch die sogen. Blutgefässe repräsentirt, welche nichts anderes, als die Ueberreste einer Leibeshöhle darstellen. In den knospenden Salpen kommt dieselbe Höhle (Fig. 18 — 20 *Lh*) erst bei verhältnissmässig hoch ausgebildeten Knospen zum Vorschein und stellt wie die Leibeshöhle der Embryonen ebenfalls einen zwischen dem Meso- und Ectoderm gelagerten Raum dar. Bei den ausgebildeten Salpen konnte ich diese Höhle nicht mehr auffinden und glaube daher, dass sie denselben Umwandlungen wie die erwähnte Leibeshöhle der Embryonen unterliegt.

Die Entwicklung der Haut geht in derselben Weise vor sich, wie sie von mir bei Salpenembryonen beschrieben wurde. Das ganze Ectoderm verwandelt sich auch hier in die Haut und scheidet, wie dort, eine homogene Celluloseschicht aus, in welche einige Zellen einwandern.

Das Nervenganglion erreicht in gewissen Entwicklungsstadien eine enorme Grösse und nimmt beinahe eine ganze Hälfte des Körpers ein. Es enthält eine Höhle, welche, wie bei der embryonalen Entwicklung in drei Blasen zerfällt und in den letzten Entwicklungsstadien mit der Athemböhle in Verbindung tritt. Zur Erläuterung dieser Entwicklungsvorgänge dient Fig. 21, welche den vorderen Theil einer ziemlich weit entwickelten Knospe darstellt.

Das Mesoderm gibt Ursprung denselben Organen, welche aus der gleichnamigen Schicht der Salpenembryonen sich entwickeln, namentlich dem Herzen und den Muskeln. In Bezug auf letztere kann ich nichts besonderes zu dem von mir früher beschriebenen (s. Z. f. w. Z. Bd. XXVII Hft. 2) hinzufügen. Was aber das Herz anlangt, so muss ich meine frühere Angabe in Bezug auf dieses Organ etwas corrigiren. Das Herz entsteht als Einstülpung des Pericardiumschlauches (Fig. 19 *H<sub>z</sub>'*) und nicht als spiralförmige Umrollung der Wände desselben. Ich glaube, dass bei der geschlechtlichen Vermehrung der Salpen die Entwicklung des Herzens in derselben Weise vor sich geht. Wenigstens kann man sich davon an Querschnitten der Embryonen von *Salpa africana* (Fig. 1 *H<sub>z</sub>*) leicht überzeugen.

Ausser diesen beiden Organen entwickelt sich aus dem Mesoderm noch der Elaeoblast, welcher bei der embryonalen Entwicklung aus dem Entoderm entsteht (Z. f. w. Z. Bd. XXVII Hft. 2 p. 193). Die erste Anlage des Elaeoblastes erscheint in Form einer Zellenlage, welche unter der Athemböhle liegt; bei den weit entwickelten Em-

bryonen (Fig. 22 *EL*) tritt schon der Elaeoblast in Form eines aus grossen saftigen Zellen bestehenden Haufens auf. Ich behalte für dieses Organ den Namen Elaeoblast wegen der unzweifelhaften Analogie desselben mit dem gleichnamigen Organ der auf geschlechtlichem Wege entstehenden Salpenembryonen. VOGT bezeichnet dasselbe mit dem Namen »stoloblast«<sup>1)</sup>; seiner Meinung nach soll dasselbe der Placenta entsprechen. Er sagt dabei: »on le voit encore quelque temps après la séparation des jeunes chaines et il ne disparaît complètement que lorsque le testicule commence à se former.« Wahrscheinlich diene dieser Zusammenhang in dem Verschwinden des Elaeoblastes und dem Auftreten der Hoden als Beweggrund für die BROOKS'sche Annahme, nach welcher der Elaeoblast die Anlage der Hoden darstellen soll. Wenigstens konnte ich in der BROOKS'schen Arbeit dafür keine weiteren Beweise finden. Er bezeichnet ganz einfach den Elaeoblast mit dem Namen »Hoden« und beschreibt ihn als eine compacte globuläre Zellenmasse. Leider habe ich bis jetzt die Entwicklung der Hoden nicht eingehender zu studiren vermocht, ich hoffe jedoch in kurzer Zeit diese Lücke auszufüllen und die Angaben von BROOKS, so wie seine Meinung über Salpenvermehrung eingehender zu prüfen.

Als Entoderm haben wir den Theil des Knospenstockes bezeichnet, welcher als Anlage der Athemhöhle und des Eierstocks dient. Die Athemhöhle erscheint in Form einer aus cylindrischen Zellen bestehenden Blase und gibt sehr bald einen hohlen Fortsatz nach hinten ab, welcher als Anlage des Darmcanals dient<sup>2)</sup>. Die weitere Entwicklung dieser Anlage besteht darin, dass sie sich nach unten krümmt und allmählig die definitive Form des Darmcanals annimmt. Diese Veränderungen unterscheiden sich gar nicht von denen, welche ich früher bei solitären Salpen beschrieben habe. Dasselbe kann ich auch in Bezug auf die Entwicklung anderer, in der Athemhöhle auftretender Organe: der Bauchfalten, der Seitenbögen und der Kieme, bemerken. Zur Erläuterung der Ausbildung dieser Organe können die Fig. 23, 24 u. 25 (für Bauchfalten), Fig. 29 (für Seitenbögen) und Fig. 16, 17, 18, 19 und 20 (für die Kieme) dienen, auf die ich hiermit verweise.

Wir haben oben erwähnt, dass die Ausbildung der Eizelle sehr

---

<sup>1)</sup> VOGT loc. cit. pag. 47.

<sup>2)</sup> C. VOGT lässt den Darmcanal in Form eines soliden Cylinders entstehen — eine Angabe, welche durchaus nicht gerechtfertigt werden kann.

früh auftritt. Sie nimmt schon zur Zeit des Erscheinens der Quersfurche im hinteren Ende der Knospen ihre definitive Gestalt an. Hier müssen wir nur ein paar Worte über die Ausbildung der Eihülle hinzufügen. Die letztere bildet sich durch Differenzirung der Zellennasse, welche die Eizelle umgibt und hauptsächlich in den mittleren Theil der Kieme sich verwandelt. Auf Fig. 19 treffen wir schon die Eizelle von allen Seiten von einem Epithel umgeben, welches als Anlage des Oviducts dient und der Athemböhle anliegt. Die weiteren Differenzirungen, welche in der Verlängerung des Oviducts und in der Ausbildung der Geschlechtsöffnung bestehen soll, konnte ich nicht beobachten.

#### 4. Vergleichen und Folgerungen.

Wollen wir die von uns eruirten Thatsachen mit den analogen Erscheinungen anderer Abtheilungen in Zusammenhang bringen, um den morphologischen Werth einiger Salpenorgane zu bestimmen, so müssen wir uns zunächst zu den Ascidien wenden, welche mit den Salpen zusammen eine sich ziemlich scharf von anderen Wirbellosen unterscheidende Gruppe bilden.

Obschon gerade in der letzten Zeit die Knospung der Ascidien von mehreren Forschern untersucht wurde, haben wir doch wenige Arten, die in dieser Beziehung uns als Anhaltspunkte für die Vergleichung dienen könnten. Am meisten widersprechend erscheinen die Angaben der Beobachter in Bezug auf Ort und Stelle wo die Bildung der Knospen vor sich geht und in Bezug auf die ersten Entwicklungserscheinungen bei der Knospung der Ascidien. Das kann theils durch einige Abnormitäten in der Entwicklung der Knospen, theils durch die Beobachtungsmethode erklärt werden. Wir müssen zunächst aus unserer Betrachtung die beiden von KOWALEVSKY und GANIN untersuchten *Didemnum*arten ausschliessen, da sie sich bedeutend von allen übrigen Arten unterscheiden. *Didemnum gelatinosum*, dessen Entwicklung durch GANIN's Untersuchungen<sup>1)</sup> bekannt geworden ist, zeichnet sich von allen übrigen Ascidienarten dadurch aus, dass es in Form von zwei Knospen angelegt sein soll. Wir treffen in keiner Ascidie eine Entwicklung aus zwei Knospen und zwar in solchen Verhältnissen zu einander, wie es von GANIN beschrieben wurde. Nach GANIN's Untersuchungen soll z. B. der Darmcanal aus der Bauch-

<sup>1)</sup> Nachrichten der Warschauer Universität 1870 Bd. 4 und Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XX.

knospe, die Athemböhle aus der Brustknospe entstehen, — Organe, welche nicht nur bei Ascidien, sondern bei allen Tunicaten von ihrem Anfang an in Zusammenhang stehen. Wir kennen ja jetzt viele Beispiele von differenter Entwicklung nahestehender Arten, doch ist die Verschiedenheit dort nicht so eclatant als im Falle von *Didemnum*. Jedenfalls, meine ich, um eine solch sonderbare Entstehung der Organe zu begründen, muss der Gegenstand möglichst eingehend untersucht werden, da in der Annahme zweier Knospen bei der Bildung eines Individuums die Möglichkeit eines Irrthums nahe liegt. Ein beweisendes Beispiel dafür stellt die Entwicklung der Salpenknospen dar, welche letztere nach mehreren früheren Beobachtern auch aus zwei Knospen entstehen sollten; doch erweist sich diese Annahme als vollkommen irrthümlich, wie man sich an Querschnitten sehr leicht überzeugen kann. Dasselbe wird sich möglicher Weise auch bezüglich der Annahme von GANIN wiederholen, wenn man die Entwicklung der Knospen bei *Didemnum gelatinosum* an Quer- oder Längsschnitten studirt.

Die zweite Art von *Didemnum*, *Didem. styliferum* Kow., welche von KOWALEVSKY<sup>1)</sup> untersucht wurde, zeichnet sich dadurch aus, dass ihre Knospen durchaus unabhängig von den Individuen der Colonie entstehen. KOWALEVSKY hat immer die jüngsten Knospen weit von den ausgebildeten Thieren gefunden. Er zweifelt aber selbst daran, dass die von ihm als »jüngste« bezeichneten Knospen wirkliche Knospen sind und betrachtet als »unzweideutig« nur die Knospe, welche bereits die Anlagen der Athemböhle, des Eierstocks und der sogen. Fettzellen besitzt. Die weiteren Entwicklungsstadien sind von KOWALEVSKY sehr genau untersucht; ich will daraus einige Thatsachen besonders hervorheben, da sie in gewisser Beziehung zur Knospung der Salpen stehen. Erstens muss ich darauf aufmerksam machen, dass in den Eierstöcken des *Didemnum styliferum* nur ein einziges Ei zur Ausbildung kommt, — ein Verhältniss, welches wir nur bei den Salpen und den Pyrosomen beständig antreffen. Zweitens ist hervorzuheben, dass die Knospen von *Didemnum styliferum* durch Theilung sich zu vermehren im Stande sind. Diese merkwürdige von KOWALEVSKY constatirte Thatsache hat eine grosse morphologische Bedeutung, indem sie uns eine Uebergangsform zwischen dem stolo prolifer der Salpen und der gewöhnlichen Knospenbildung der Ascidien darstellt.

---

<sup>1)</sup> Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. X.



Von allen Knospungsarten, welche von GIARD<sup>1)</sup> angegeben wurden: palleale, ovariale, pylorische und stoloniale Knospung, ist die letztere Bildungsart am besten erforscht und wir wenden uns deswegen zu dieser. Die genauesten Untersuchungen über die Knospenbildung verdanken wir KOWALEVSKY, welcher unter anderem eine ausgezeichnete und detaillirte Beschreibung der Knospung bei *Amaroecium*, *Pyrosoma* und *Perophora Listeri* darstellte. Obgleich die Bildung der Knospen bei diesen Ascidien in einigen Einzelheiten sich unterscheidet, kann man doch bemerken, dass die Hauptmomente der Entwicklung bei ihnen in ziemlich analoger Weise vor sich gehen. In den Knospen resp. Keimstöcken dieser Ascidien finden wir immer einige Theile, welche bei allen erwähnten Arten beständig vorkommen, während andere fehlen können. Von den ersteren, welche als wesentlichste Theile des Keimstocks sich erweisen, muss man die Haut und das Athemrohr hervorheben, die als Fortsetzungen der gleichnamigen Theile des Mutterthieres beständig in Ascidienknospen vorhanden sind. Diese Beständigkeit des Vorkommens beider genannten Organe ist von besonderer morphologischer Wichtigkeit, wenn wir darauf achten, dass diese beiden Theile von zwei verschiedenen Keimblättern des Embryo hervorgehen. Wir finden also als Haupttheile der Ascidienknospen die Repräsentanten der beiden Keimblätter des Mutterthieres: das Entoderm und Ectoderm. Zwischen diese beiden Theile sind bei verschiedenen Ascidien verschiedene Gebilde gestellt und nach der Natur dieser letzteren können wir die erwähnten Ascidien in zwei Gruppen theilen, von denen eine dem Bau ihres Keimstocks nach am meisten den Salpen sich nähert, die andere denselben ferner steht. Zur ersten Gruppe können wir die Pyrosomen stellen (zu dieser wird wahrscheinlich auch *Didemnum* gehören), zu der anderen — *Perophora* und *Amaroecium*. Die beiden letztgenannten Arten zeichnen sich durch viel einfachere Bauverhältnisse ihrer Knospen aus. Bei *Perophora Listeri* besteht die Knospe aus zwei Blättern<sup>2)</sup> — Ectoderm und Entoderm, zwischen welchen eine Art Blutsinus vorhanden ist, welcher vom Blutsinus der Stolonen in die Knospe eindringt. Bei *Amaroecium*<sup>3)</sup> finden wir dieselben Verhältnisse; nur sind zwischen den

1) Arch. de Zoologie experim. T. 1. pag. 570—584.

2) KOWALEVSKY. Ueber die Knospung der *Perophora Listeri* in den *Lapiski der Naturforschenden Gesellschaft zu Kiew* Bd. I. (S. auch die Uebersetzung von GIARD in der *Revue*.)

3) Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. X. pag. 456—468.

beiden Hauptblättern wie KOWALEVSKY angibt, Muskeln und Bindegewebe eingeschaltet. Die letzteren bilden zu beiden Seiten des Athemrohrs zwei Röhren, welche denen der Seitengefässe ähnlich sind. Die zweite Gruppe, der wir *Pyrosoma* beizählen, unterscheidet sich von der ersteren dadurch, dass hier die Anlage des Eierstocks sehr früh in der Knospe resp. der Keimstocksanlage auftritt und deswegen nähert sich diese Gruppe mehr den Salpen, bei welchen, wie oben hervorgehoben wurde, die Eier sehr früh angelegt sind. Bei den Pyrosomen ist die Analogie mit den Salpen noch stärker, da bei ihnen die Anlage des Nervensystems in Form eines Nervenrohrs vorhanden ist. Vergleicht man einen Querschnitt vom Keimstock der Salpen mit dem des *Pyrosoma*, so ist diese Analogie auffällig, da wir ausser allen erwähnten Theilen noch zu beiden Seiten des Athemrohrs zwei Röhren (Perithoracalröhren Kow.) finden, welche den Pericardialröhren der Salpen ihrer Lage nach entsprechen.

Wir finden also bei der Vergleichung des Baues des Keimstocks von Ascidien und Salpen eine gewisse Aehnlichkeit, welche so formulirt werden kann, dass der Keimstock beider Tunicatenordnungen aus den Derivaten der Keimblätter des Mutterthieres entsteht. Setzt man aber die Vergleichung fort und stellt man die Frage: geht die Ausbildung der Organe in diesen beiden Ordnungen in einer und derselben Weise vor sich, oder nicht? so muss man auf diese Frage eine verneinende Antwort geben. Die Hauptdifferenz zwischen Ascidien und Salpen in Bezug auf die weitere Ausbildung der Organe besteht darin, dass bei Ascidien die Knospenorgane zum grössten Theil aus den entsprechenden Mutterorganen sich entwickeln, während es bei Salpen nicht der Fall ist. Hauptsächlich bezieht sich diese Differenz auf das Athemrohr, welches bei Salpen ein vollkommen provisorisches Gebilde darstellt, während es bei Ascidien zur Bildung der Athemhöhlen der Knospen dient. Die Athemhöhlen der Salpenknospen sind Neubildungen, welche in Form von Zellenhaufen auftreten; die Rolle des Athemrohrs ist hier durch einen besonderen Theil ersetzt, welcher wahrscheinlich der Eierstocksanlage der Salpen homolog ist und wie das Athemrohr ein Derivat des unteren Keimblattes des Mutterthieres darstellt.

Die Vergleichung der Knospung der Ascidien mit der der Salpen gibt uns einige Anhaltspuncte für die Verwerthung der Salpenorgane. Deswegen erlaube ich mir hier etwas näher in die Betrachtung einiger Organe einzugehen, um die verschiedenen Modificationen derselben in der Classe der Tunicaten hervorzuheben. Ich werde

nich mit der Athemhöhle und ihrer Beziehung zur Nervenhöhle begnügen, da namentlich erstere ein morphologisch sehr wesentliches Organ darstellt, welches in seiner Entwicklung mehrere interessante Beziehungen zu den anderen Typen zeigt.

Wir beginnen unsere Betrachtung mit den Ascidien, welche in den niedersten Formen die einfachsten Verhältnisse des Athemsackes besitzen, in den höheren jedoch einen sehr complicirten und in mehreren Beziehungen von den Salpen abweichenden Athemsack aufweisen. Die ziemlich complicirten Verhältnisse der Athemhöhle der Ascidien sind von KOWALEVSKY in ausgezeichneter Weise erklärt. Bei der Gelegenheit der Beschreibung der Knospung gibt dieser Forscher einen Querschnitt einer weiter entwickelten Knospe von *Didemnum*, welcher für das Verständniss der Lage der Kieme und der Beziehung der letzteren zu der Kloaken- resp. Perithoracalhöhle von grossem Werthe ist. Der Kiemensack resp. die Kieme von *Didemnum* ist von der Rückenseite durch eine Höhle umgeben, welche einen Perithoracalraum darstellt und nach aussen durch die sog. Egestionsöffnung mündet. Die innere Wand der Perithoracalhöhle ist mit der Kiemenwand verwachsen und von den Kiemenspalten durchbohrt; die äussere Wand liegt an der Stelle der Egestionsöffnung der Haut an. Der Kiemensack hat an seiner Bauchseite die sog. Bauchfalten und liegt dieser Seite der Haut an; die Kloakenhöhle reicht nur bis zur Bauchseite des Kiemensackes und lässt die letztere unbedeckt. Man muss noch bemerken, dass die Entwicklung der Kloakalhöhle in zweierlei Weise vor sich geht. Bei der embryonalen Entwicklung entsteht dieselbe in Form von zwei Einstülpungen der äusseren Haut, welche sich später verbinden und zusammen eine einzige Höhle bilden. In den Knospen bildet sich diese Höhle in Form von zwei Aussackungen der primitiven Darmhöhle, welche zusammentreffen und gemeinschaftlich durch eine Oeffnung nach aussen münden.

Der Athemsack oder die Kieme der Ascidien ist der primitiven Darmhöhle vollkommen homolog, da sie bei den Embryonen aus der primitiven Einstülpung der Gastrula entsteht. Diese einfachsten Verhältnisse des Kiemensackes treffen wir bei den Appendicularien, bei denen bekanntlich die Kiemenhöhle keine Spalten besitzt und die primitive Form einer Schlundhöhle conservirt. Was man als zwei Kiemenspalten der Appendicularien bezeichnet ist gewiss den Kiemenspalten anderer Ascidien nicht homolog, indem dieselben weder ihrer Lage, noch ihrer Entstehung nach denselben entsprechen. Die Kiemen-



spalten der Appendicularien bilden sich als zwei Einstülpungen der äusseren Haut und sind schon deshalb der Kloakalöffnung vollkommen homolog. In der schönen Monographie über die Appendicularien sagt FOL<sup>1)</sup>: »Ces fentes (fentes branchiales) se forment chez la larve par deux invaginations croissant de l'extérieur à la rencontre du pharynx«. Wir treffen bei demselben Forscher eine noch wichtigere Angabe, welche zeigt, dass bei der Bildung der sog. Kiemenspalten der Appendicularien die beiden Bildungsweisen der Kloakenhöhle vorkommen. FOL sagt darüber Folgendes: »Le pharynx produit lui même deux culs-de-sac; les invaginations se rencontrent chacune avec un des culs-de-sac, se soudent, la soudure se perce dans son centre, et l'anneau vibratile marque le point ou le percement a eu lieu« (loc. cit. pag. 5). Es geht also hier bei der Bildung der sog. Kiemenspalten oder besser Kloakenöffnungen, die Einstülpung so gut wie die Aussackung vor sich. In der Athemböhle der Appendicularien kommen wie bei den übrigen Ascidien das Endostyl und die Bauchfalten vor.

Das Vorkommen des Endostyl in der Athemböhle der Tunicaten ist ein gutes und beständiges Merkmal, welches wir zur Entscheidung der Frage ob eine Höhle als Athemböhle zu gelten habe oder irgend einem anderen Gebilde homolog sei, benutzen können. Einen Fall, in welchem dieses Merkmal gute Dienste leisten kann, stellen uns die Salpen dar. Die Athemböhle der Salpen zeichnet sich bedeutend von jener der Ascidien aus. Erstens unterscheidet sie sich von der letzteren dadurch, dass sie keineswegs durch den Perithoracalraum umgeben ist; es kommt kein Perithoracalraum resp. Kloakenhöhle bei Salpen zum Vorschein. In der Athemböhle der Salpen befindet sich der sog. Kiemenbalken, welcher diagonal von unten nach oben die Athemböhle durchzieht und obgleich er durch seinen Bau vom Athemsacke der Ascidien verschieden ist, stellt er doch ein dem letzteren in physiologischer Beziehung analoges Gebilde dar. Morphologisch sind aber die beiden Athmungsorgane: der Kiemenbalken der Salpen und der Athemsack der Ascidien verschieden, worüber man sehr leicht schon aus den anatomischen Verhältnissen des Endostyls sich überzeugen kann. Das Endostyl der Salpen befindet sich nicht in dem Kiemenbalken, sondern in der Athemböhle und deswegen kann man schliessen, dass die durch Ingestions- und Egestionsöffnungen mündende Athemböhle der Salpen dem Athem-

<sup>1)</sup> FOL, H. Études sur les Appendiculaires du détroit de Messine. pag. 5.



sack der Ascidien entspricht. Es ward diese Differenz zwischen den Athmungsorganen der Ascidien und Salpen schon von früheren Beobachtern, und zwar aus rein anatomisch-physiologischen Gründen hervorgehoben. HUXLEY<sup>1)</sup> hat schon im Jahre 1851 gesagt, dass die ganze Athemhöhle der Salpen und nicht ausschliesslich der Kiemenbalken die Function der Athmung verrichtet. GEGENBAUR äussert sich später in demselben Sinne in seinen vortrefflichen »Grundzügen der vergleichenden Anatomie« (pag. 252). Ich kann aber nicht mit GEGENBAUR in Bezug auf die Deutung des Kiemenbalkens übereinstimmen. GEGENBAUR sagt, dass der Kiemenbalken der Salpen dem medianen, keine Athemspalten tragenden Theil der Ascidienkieme entspricht. Wenn man auf die embryologischen Thatsachen sich stützt, so erscheint der Kiemenbalken vielmehr als Neubildung und namentlich als Verdickung der Rückenseite der Athemhöhle, derjenigen, welche bei Ascidien die Athemspalten trägt.

Stellt man nun die Frage: kann man in beiden Formen der Athmungsorgane der Tunicaten eine primitive und eine secundäre unterscheiden? so kann man antworten, dass die beiden zwei verschiedene Anpassungsformen darstellen, welche von einer gemeinschaftlichen primitiven Grundform — der primitiven Darmhöhle entstanden sind. Da bei den Salpen keine Kloakalhöhle auftritt, so stellt die Athemhöhle derselben in ihrem ausgebildeten Zustande ein mehr einfacheres Verhältniss dar, als die der Ascidien. Dennoch ist sie ebenfalls, wie die der Ascidien aus der primitiven, der Athemhöhle der Appendicularien ähnlichen Form entstanden und an gewisse Lebensverhältnisse angepasst. Die Kloakalhöhle der Ascidien stellt ebenfalls wie der Kiemenbalken der Salpen eine secundäre Erscheinung dar, was ganz gut dadurch erwiesen werden kann, dass beide Gebilde erst in späteren Entwicklungsstadien zum Vorschein treten und gewisse Complicationen der einfachsten sackförmigen Athemhöhle repräsentiren.

Aus der Entwicklungsgeschichte der Flimmergruben erweist sich, dass bei Kettensalpen eine Verbindung der Nervenhöhle mit der Athemhöhle in derselben Weise vor sich geht, wie es von uns für die solitären Salpen gezeigt wurde. Diese unmittelbare Verbindung des Nervencentrums mit der Athemhöhle ist wahrscheinlich mehr verbreitet als ich geglaubt<sup>2)</sup>. Ich habe damals ausser Acht gelassen, dass eine solche Entstehungsweise der Flimmergrube von KEFERSTEIN

<sup>1)</sup> Philos. Trans. 1851. pag. 570.

<sup>2)</sup> Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XXVII Hft. 2.

und EHLERS<sup>1)</sup> für Doliolum bereits erwiesen war. Obgleich dieses Verhältniss des Nervensystems zu der Athemböhle bei den Ascidien noch nicht unmittelbar constatirt ist, haben wir doch viele hierauf bezügliche Andeutungen. Nach FOL<sup>2)</sup> verläuft die Flimmergrube der Appendicularien zum Nervenganglion. Die Verbindung des Nervenganglions mit der Flimmergrube konnte jedoch FOL nicht nachweisen. Nach den Angaben von GANIN<sup>3)</sup> soll die Flimmergrube bei Didemnum aus dem vorderen Theile des Nervenrohres entstehen; nach ihm geht aber eine völlige Abtrennung der Flimmergrube von der Nervenanlage vor sich. Die Abbildungen, auf die er verweist, können keineswegs diese Abtrennung beweisen (s. seine Fig. 19—23 Taf. III). Auf Grund dieser Untersuchungen über Ascidien, wo die unmittelbare Verbindung der Nervenöhle mit der Athemböhle sehr wahrscheinlich und denjenigen, wo sie schon erwiesen ist (Salpen, Pyrosomen und Doliolum), kann man annehmen, dass die Flimmergrube bei allen Tunicaten durch Verwachsen der Nervenanlage mit der Athemböhle entsteht, und dass sie überall eine unmittelbare Verbindung beider genannter Organe vermittelt.

Bei den Ascidien geschieht die Verbindung der Athemböhle mit der Nervenöhle während ihrer Entwicklung zwei Mal (s. KOWALEVSKY, Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. IX). Das erste Mal tritt sie am hinteren Körpertheile bei der Ausbildung des Nervenrohres auf und kommt durch die Gastrulaöffnung zu Stande. Diese Verbindungsart hat einen hohen morphologischen Werth, da sie auch bei vielen Wirbelthieren (Axolotl, Plagiostomen, Ganoiden, Amphioxus etc.) von KOWALEVSKY, BALFOUR, BOBRETZKY nachgewiesen wurde. Das zweite Mal tritt diese Verbindung im vorderen Theile der Athemböhle auf. Diese letztere Verbindungsart stellt eine erworbene Eigenthümlichkeit der Tunicaten dar, indem dieselbe nur bei diesen Thieren vorkommt und zur Ausbildung der Flimmergrube führt.

Die Entwicklung der Flimmergrube bei Salpen stellt ein sehr wichtiges Moment in der Embryologie dieser Thiere dar, indem es uns erlaubt den Character der embryonalen Entwicklung der Salpen im Vergleich mit dem der Ascidien näher zu bestimmen. Bei den Salpen kommt keine hintere Verbindung der Athemböhle mit der Nervenöhle vor, was dadurch bedingt ist, dass bei diesen Thieren kein Nervenrohr und keine Chorda sich ausbildet. Das ganze Ner-

<sup>1)</sup> Zoologische Beiträge. pag. 62. Taf. X.

<sup>2)</sup> loc. cit. pag. 14.

<sup>3)</sup> loc. cit. pag. 419.

vensystem der Salpen ist nur dem vorderen Theil des Nervensystems der Ascidien homolog. Die Ausbildung des ganzen hinteren Theiles, welche bei den Ascidien in der ersten Zeit der Entwicklung vor sich geht, ist bei den Salpen übersprungen. Infolge dessen sind auch die ersten Entwicklungserscheinungen der Salpen im Vergleich mit denen der Ascidien bedeutend verschieden und zwar erweist sich dieser Unterschied in der Abwesenheit einiger frühesten morphologischen Processe. Auf Grund dieser Thatsachen können wir die Entwicklung der Salpen als eine Verkürzung der Entwicklung der Ascidien betrachten.

Kasan, 9/21. December 1876.

## Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXVIII—XXX.

<i>Km</i> = Keimstock.	<i>N</i> = Nervenrohr.
<i>H</i> = Haut (Ectoderm).	<i>N'</i> = Nervenanlage.
<i>En</i> = Entoderm.	<i>Br</i> = Bluträume.
<i>Ms</i> = Mesoderm.	<i>Bl</i> = Blutkörperchen.
<i>Ah</i> = Athemhöhle.	<i>Bf</i> = Bauchfalte.
<i>Ar</i> = Athemrohr.	<i>Sr</i> = Stammrohr.
<i>P</i> = Pericardium.	<i>Fg</i> = Flimmergrube.
<i>Pr</i> = Pericardialrohr.	<i>M</i> = Muskeln.
<i>H<sub>z</sub></i> = Herz.	<i>Kh</i> = Knospungshöhle.
<i>K</i> = Kieme.	<i>D</i> = Darm.
<i>El</i> = Elaeoblast.	<i>Lh</i> = Leibesöhle.
<i>C</i> = Celluloseschicht.	<i>Cl</i> = Kloake.

Fig. 1. Querschnitt eines 15 Mm. langen Embryo von *Salpa africana*.

Fig. 2. Querschnitt durch einen eben so grossen Embryo von *Salpa africana*, an welchem die Verbindung des Pericardialrohres mit dem Pericardium deutlicher als auf der vorangehenden Figur ist.

Fig. 3 u. 4. Zwei aufeinanderfolgende Querschnitte des oberen Theiles des Keimstocks von *Salpa africana*.

Fig. 5 u. 6. Zwei Querschnitte aus dem oberen Theile des Keimstocks derselben Salpenspecies zur Zeit der Differenzirung des Mesoderm und Entoderm.

Fig. 7—25 gehören zu der Entwicklung der *Salpa democratica-mucronata*.

Fig. 7. Querschnitt durch den embryonalen Keimstock.

- Fig. 8. Ein junger Keimstock von *Salpa mucronata*, in welchem die Salpen noch nicht ausgebildet sind.
- Fig. 9, 10 u. 11. Drei aufeinanderfolgende Querschnitte vom oberen Theil des Keimstocks (*Salpa mucron.*).
- Fig. 12. Querschnitt aus dem Theil eines Keimstocks, in welchem die Theilung der neuralen Seite in zwei Anlagen begonnen ist.
- Fig. 13. Querschnitt des Keimstocks an der Stelle, in welcher die Theilung der neuralen Seite bereits vollendet und das Entoderm in die Eierstocksanlage und in die Athemhöhle differenzirt ist.
- Fig. 14. Die Theilung der haemalen Seite in zwei Salpenanlagen.
- Fig. 15—20. Verschiedene Stadien der Differenzirung der beiden Individuen eines Kettengliedes.
- Fig. 21. Vorderes Ende einer ziemlich weit entwickelten Knospe um die Bildung der Flimmergrube zu zeigen.
- Fig. 22. Hinteres Ende desselben Embryo, um den Elaeoblast zu zeigen.
- Fig. 23—25. Drei Querschnitte einer Knospe; Fig. 23 stellt den Querschnitt durch den vorderen, Fig. 24 durch den mittleren und Fig. 25 durch den hinteren Theil dar.
- Fig. 26—28. Drei Querschnitte aus dem oberen Theil des Keimstocks von *Salpa pinnata*.
-



# Die letzten spinalen Nerven und Ganglien.

Von

**A. Rauber,**

ao. Professor in Leipzig.

---

Mit Tafel XXXI.

Der physiologische Werth des terminalen Abschnittes des Rückenmarks der Wirbelthiere ist fast gleich 0 zu setzen. Er ist bei der Vertheilung der Functionen über den Körper offenbar zu kurz weggekommen. Man kennt nicht einmal eine Sensibilität an ihm. Letztere ist zwar, in so weit es sich aus bestimmten anatomischen That-sachen erschliessen lässt, ohne jeden Zweifel vorhanden und würde mittelst Durchschneidungen oder unblutigen Reizungen an geeigneten Thieren leicht nachzuweisen sein.

Derselbe Abschnitt des Rückenmarks ist jedoch nicht ohne morphologischen Werth. Letzterer hängt zusammen mit der entwicklungsgeschichtlichen Stellung des hinteren Rumpfteiles im Allgemeinen, des Hinterendes des Medullarrohrs im Besondern.

Vordertheil und Hintertheil des Medullarrohrs nämlich sind ursprünglich bis auf einen gewissen Grad einander morphologisch gleichwerthig. Sie stehen, wie sich klar herausgestellt hat, in dem Verhältniss einer incompleten Homotypie zu einander, indem sie sich aus Theilen der entgegengesetzten Schlussbogen der Embryonalanlage herausbilden.

Das Hinterende des Rückenmarks soll ausserdem, einer von KOWALEWSKY begründeten Anschauung zufolge, dem Gehirn zunächst der Anneliden morphologisch entsprechen. Wer immer dieses Forschers hierauf bezügliche Abhandlung gelesen hat, erinnerte sich vielleicht, zunächst gleichviel ob in zustimmender oder verneinender

Richtung, einiger Besonderheiten des terminalen Rückenmarks, welche bei mehreren Wirbelthieren beschrieben worden sind. So z. B. der caudalen Anschwellung des Rückenmarks einiger Knochenfische, welche durch E. H. WEBER und STILLING genauer bekannt geworden ist und gleichsam den Eindruck einer Art Caudal-Hirn machen könnte; der letztere bezieht wenigstens die bewusste plötzliche Anschwellung auf eine beträchtliche Zunahme gallertartiger, grauer Substanz mit daraus entspringenden Nervenwurzeln. Auch an dem menschlichen Rückenmark wurden in der Gegend des Ueberganges des Conus medullaris in das Filum terminale von mehreren Anatomen (HUBER, HALLER, SOEMMERING und Anderen) Erhabenheiten beobachtet, welche durch seichte Einschnürungen von einander getrennt sind. Hierzu kommt, dass in neuerer Zeit von W. KRAUSE ein echter Ventrikel im terminalen Rückenmark nachgewiesen und ausserdem selbst eigenthümliche Längsfaltungen der Gesamtwand des menschlichen Medullarrohrs in demselben Abschnitt aufgefunden worden sind, welche in mehrerer Beziehung an die Faltenbildungen des Vorderendes, des Gehirns, erinnern.

Mehr als dieser Andeutungen scheint es gar nicht zu bedürfen, um unsere Aufmerksamkeit auf das terminale Mark zu erregen und erneute Beobachtungen wünschenswerth zu machen. Aber auch in anderer Beziehung sind unsere bezüglichlichen Kenntnisse noch unvollständig. So ist die Endigungsweise der vorderen und hinteren grauen Säulen nicht genügend beobachtet. Es wäre denkbar, dass hier, wie es am entgegengesetzten Ende der Fall ist, die graue Substanz in Form eines Schlussbogens endigte, in welchem die sensible Zone die motorische umfasste. Die Frage des untersten Spinalnervensaars des Menschen, des Nervus coccygeus, tritt hiermit in ein anderes Licht, um so mehr, als von SCHLEMM Vermehrungserscheinungen der Nerven hierselbst vor längerer Zeit beobachtet wurden.

Sollte in der That an diesem, dem Anschein nach so sterilen Ort noch etwas verborgen liegen, was dem Scharfblick so vieler Forscher entgangen ist? Nicht gänzlich unbefriedigt hoffe ich wenigstens den geneigten Leser die folgenden Blätter enden lassen zu können, wiewohl ich selbst dem Gehirn der Gliederthiere nicht das hintere Rückenmarksende der Wirbelthiere, sondern deren Gehirn für homolog erachte und demzufolge etwaige Rückbleibsel cerebraler Art am terminalen Rückenmark der Wirbelthiere nicht annehme.

Nach dem angegebenen Plane vorzugehen beabsichtigend ward

ich bald gewahr, dass zur Erreichung eines vollständigen Abschlusses des zu Erledigenden ausgedehntere Arbeiten zu unternehmen wären, als ich für den Augenblick dem Gegenstand widmen mochte. Meine bisherigen, im Folgenden auseinanderzusetzenden Beobachtungen beziehen sich

- 1) auf die Nerven des Filum terminale des Menschen und einiger Säugethiere,
- 2) auf die an diesen Nerven befindlichen Ganglien,
- 3) auf die caudale Anschwellung des Fischmarkes.

Der Darstellung dieser drei Punkte geht eine historische Auseinandersetzung voraus.

### Historisches.

Es verdient eine grössere Reihe bemerkenswerther Angaben aus älterer und neuerer Zeit unsere eingehendere Berücksichtigung.

Das Filum terminale ward in früherer Zeit bekanntlich Nervus impar genannt. Im Gegensatz zu dieser Bezeichnung sagt HALLER<sup>1)</sup> ausdrücklich von demselben »nihil habet nervei« und bemerkt, er sei blos eine aus der Gefässhaut des Markes gebildete Scheide, welche eine Arterie und eine Vene zum unteren Ende des Steissbeins begleite.

GALL<sup>2)</sup> pflichtet dem Ausspruch von CHAUSSIER und CUVIER bei, dass das Rückenmark in einen sehnigen Faden auslaufe, durch welchen es an das Ende des Rückgratecanals befestigt werde.

BURDACH<sup>3)</sup> zeigt einerseits, dass schon in der Mitte des 16. Jahrhunderts die bis dahin geltende Meinung; der Endfaden sei ein Nerv, bestritten worden ist; andererseits glaubt er darauf aufmerksam machen zu müssen, dass die Pia mater nichts Selbstständiges, sondern um des Rückenmarks willen da sei, dass sie also auch ohne Rückenmark gar nicht vorhanden sein könne. Er bemerkt ferner, es widerstreite aller Analogie, dass die Arteria spinalis, die Hauptarterie eines wichtigen Organs, an ganz fremden Gebilden sich verzweigen solle. In Betreff des oberen Theils des Endfadens schliesst er sich darum der schon von GALEN geäusserten Meinung an, dieser

<sup>1)</sup> HALLER, *Elementa physiologiae*. T. IV. pag. 254.

<sup>2)</sup> GALL et SPURZHEIM, *Anatomie et physiologie du système nerveux*. Paris 1810. Tome I, pag. 56.

<sup>3)</sup> BURDACH, *Vom Bau und Leben des Gehirns*. Leipzig 1819. Bd. I. pag. 266.

Faden sei als Rückenmark selbst oder als Rückenmarksnerv zu betrachten. Den unteren Theil des Fadens erklärt BURDACH dagegen als Schwanznerven, in welchen der obere Theil sich fortsetze.

Die Annahme einer nervösen Natur des Endfadens fand indess zunächst keine Anerkennung. So ist nach E. H. WEBER, C. KRAUSE, ARNOLD und Anderen das Filum nichts Anderes, als eine Fortsetzung der Pia mater und enthält keine Nervensubstanz, indem das Steissnervenpaar ihm nur anhängt.

Dagegen bezeichnete es REMAK<sup>1)</sup> als einen Irrthum der meisten Anatomen, indem sie den Endfaden nur aus Bindegewebe und Gefässen bestehen liessen. Er nennt den Faden einen zarten Canal, behauptet, er bestehe aus gelatinöser Substanz, welche im unteren Ende des Markes ebenso wie im oberen so sehr an Ausdehnung gewinne, dass die spongiöse Substanz ganz verschwindet und nur gelatinöse übrig bleibt. Beim Schwein und Schaf, bei welchen Thieren er den Endfaden weiter verfolgte, soll dieser gelatinöse Fortsatz des Markes, nachdem er bis zu den bogenlosen Wirbelkörpern gelangt ist, jenseits der Körper derselben zwischen den Muskeln und Sehnen des Schwanzes sich zu verzweigen beginnen, ohne dass es ihm übrigens gelang, das äusserste Ende des Fadens zu erreichen; wiewohl er ihn bis auf einen Zoll von der Schwanzspitze verfolgt hatte. REMAK vermuthet, dass bei Säugethieren die wirklichen Nervenfasern des Filum alle in seitliche Aeste übergehen. In den Kernen der Zellen des Filum findet er bis auf drei und mehr Nucleoli; ausserdem eigenthümliche, durchsichtige, kernlose Körperchen.

Letztere wurden später von KÖLLIKER<sup>2)</sup> als Corpora amylacea nachgewiesen. Nach diesem Forscher enthält der Endfaden so weit er noch hohl ist, eine graue, weiche Masse, die vorzüglich aus runden, grossen, kernhaltigen blassen Zellen besteht. Ausserdem finden sich im oberen Theil desselben zwischen den Zellen noch wirkliche dunkelrandige Nervenröhren von verschiedenen, meist geringen Durchmesser; ferner feine blasse Fasern, die vielleicht feinste Nervenfasern oder Fortsätze von Zellen sind.

Die Untersuchungen von BIDDER und KUPFFER<sup>3)</sup> erstrecken sich auf das Mark aller Wirbelthierklassen. Bei Fischen verschmälert

<sup>1)</sup> REMAK, Observationes microscopicae. Berol. 1838. pag. 14.

<sup>2)</sup> KÖLLIKER, Mikroskopische Anatomie. Bd. II: 1. Hälfte. pag. 423.

<sup>3)</sup> BIDDER und KUPFFER, Untersuchungen über die Textur des Rückenmarks. Leipzig 1857. pag. 69.



sich das Rückenmark beträchtlich und reicht bis an das äusserste Ende des Wirbelcanals, während es bis hierher mit unveränderter Regelmässigkeit seine Nervenwurzeln zu den nächsten Zwischenwirbellöchern entsendete. Eine cauda equina und ein Filum terminale ist nicht zu finden. Bei Fröschen dagegen, bei Vögeln und Säugethieren sind die wesentlichen anatomischen und histologischen Verhältnisse dieselben. Kein einziges wesentlich nerviges Element ist im Endfaden anzutreffen. Was man hier für Nervenfasern und Nervenzellen gehalten hat, sind nur Streifen und Fasern der intercellulären Bindegewebsmasse oder Ausläufer der Zellen, welche die wesentliche Grundlage des sich entwickelnden Bindegewebes abgegeben haben.

LUSCHKA<sup>1)</sup> wiederum unterscheidet beim Menschen ein Filum terminale externum und internum. Jenes liegt frei in der Scheide der Dura mater und ist beim erwachsenen Menschen durchschnittlich 16 Cm. lang. In seinem ersten Drittel enthält es noch einen mehr oder minder deutlichen, von Flimmerepithel ausgekleideten Centralcanal, an welchen sich eine Schicht in eine Molecularmasse eingestreuter, runder, blasser, kernhaltiger Zellen schliesst. Ausserdem finden sich Nervenröhren, die sich in wechselnder Zahl durch die andern zwei Drittel nach abwärts erstrecken und hier zum Theil in Zellstoffbündeln liegen, die nach Einwirkung von Essigsäure ring- und spiralförmig von elastischen Fasern umwickelt erscheinen. Der zweite Abschnitt, das Filum terminale externum ist 8 Cm. lang, stellt die fadenartige Verlängerung der Rückenmarksscheide dar und erstreckt sich vom Körper des zweiten Kreuzwirbels bis herab zum Körper des zweiten Steissbeinstückes. An der Dorsalseite dieses Knochens findet unter spatelartiger Verbreiterung oder unter Zerfallen in mehrere feine Fäserchen der Uebergang in das periostale Gewebe statt. Ohne Ausnahme lassen sich hier nach Behandlung mit Essigsäure einzelne, 3—4 leicht varicös werdende Nerven wahrnehmen, welche sich in der Knochenhaut an der Rückenseite des Steissbeins verlieren.

Eine Reihe bemerkenswerther Angaben machte STILLING<sup>2)</sup>, sei es bezüglich der Beschaffenheit des hinteren Markendes bei Thieren, oder der Verhältnisse des Nervus coccygeus des Menschen:

---

<sup>1)</sup> LUSCHKA, Hirnanhang und Steissdrüse. Berlin 1860. pag. 81.

<sup>2)</sup> STILLING, Neue Untersuchungen über den Bau des Rückenmarks. Kassel 1859. pag. 1105.

Letzterer Nerv entspringt mit seiner hinteren Wurzel am unteren Ende des Markkegels mit mehreren kleinen Fibrillen, die sich gleich nach dem Austritt aus dem Rückenmark zu einem Stämmchen vereinigen. Selten sieht man ein dickeres und ein dünneres Stämmchen in längerer Strecke von einander deutlich getrennt. Die Austrittsstelle befindet sich 7—8 Mm. oberhalb des Endes des Conus medullaris, welcher hier 4 Mm. dick ist. Unterhalb der Austrittsstelle sind noch alle Elemente des Marks, weisse und graue Substanz, vorhanden. Die hintere Wurzel ist  $\frac{1}{2}$  Mm. stark und etwa dreimal dicker als die vordere. Jene Wurzel ist mit dem Filum terminale während ihres Verlaufes in dem Sacke der Dura mater durch die Arachnoidea und subarachnoidales Zellgewebe verbunden, doch nie so enge, wie die vordere Wurzel, und lässt sich leicht vom Filum trennen.

Die vordere Wurzel entspringt mit mehreren, meist zwei Bündeln aus der vorderen Fläche des unteren Endes des Markkegels, das oberste Wurzelbündelchen fast in gleicher Höhe mit der hinteren Wurzel, das unterste Wurzelbündel 3—4 Mm. tiefer, aber immer noch 3—4 Mm. oberhalb des unteren Endes des Markkegels, der dort noch  $2\frac{1}{2}$ —3 Mm. dick ist. Die beiden vorderen Wurzelbündel je einer Seite vereinigen sich entweder zu einem einzigen Stämmchen oder verlaufen getrennt bis zur Durchbohrungsstelle der Dura mater. Häufig verläuft auch diese, wie die sensible Wurzel, gesondert vom Filum abwärts. Nicht selten geht nur die vordere Wurzel der einen Seite dicht neben dem Filum herab, während die der andern Seite sich dicht an die gleichseitige hintere Wurzel anlegt. Vordere und hintere Wurzel treten jenseits dicht neben dem Filum durch den Sack der Dura mater hindurch.

Nicht allein im Endtheil des Conus, sondern auch noch in der oberen Hälfte des Filum ist weisse Substanz enthalten. Selbst genuine Nervenzellen kommen in der oberen Hälfte des Filum vor, doch vereinzelt und von sehr kleinen Formen. Dass einzelne Nervenfasern bis zum untersten Ende des Filum verlaufen, ist STILLING deshalb wahrscheinlich, weil eine auffallend grosse Arterie nebst einigen kleineren Blutgefässen nicht füglich ohne Nervenfasern gedacht werden kann. Unterhalb der Mitte besteht das Filum ausser jenen Gefässen noch aus dem Gewebe der Pia mater.

Bei den Säugethieren erstrecken sich nach STILLING die nervösen Elemente des Markes bis tief in die Schwanzwirbel hinein; beim Rind und Pferd konnte das Filum bis zum siebenten Schwanz-

wirbel verfolgt werden. Bei den Vögeln begibt sich das Mark bis in den letzten Schwanzwirbel. Bei der Taube ist es hier  $\frac{1}{6}$  Mm. dick, mehr gallertig als weiss, ähnlich dem Filum der Frösche, und können in beiden Endfäden Nervenfasern nachgewiesen werden.

Am auffallendsten sind seine Angaben über das Fischmark. Bei *Petromyzon* gelang es, das Mark bis  $1\frac{1}{2}$  Mm. vom Rande der Schwanzflosse zu bemerken, wo es zugespitzt endigt. Nahe über dem Ende ist es  $\frac{1}{3} - \frac{1}{4}$  Mm. breit. Aehnlich verhält es sich mit dem hinteren Theil des Rückenmarkes von *Raja torpedo*.

Bei der Barbe findet sich nicht allein kein Filum terminale sondern das Mark endet in eine kugelförmige Anschwellung, welche sich in dem letzten Schwanzwirbel befindet. Sie ist bei einem  $1\frac{1}{2}$  Fuss langen Thier fast 2 Mm. dick. Bei der Loupen-Untersuchung sieht man, dass die hintere Längsspalte des Markes an jener Stelle in der Länge von 4—6 Mm. auseinanderweicht und von einer gallertartigen Substanz ausgefüllt wird, wie der Sinus rhomboidalis des Vogelmarkes, d. h. die weissen Stränge weichen auseinander und zwischen ihnen ist die gallertige Substanz eingelagert. Diese Substanz besteht aus äussert feinen Fasern und kleinen Zellen. Von der Anschwellung gehen sicherlich eine grosse Anzahl von feinen Nervenfasern in die Schwanzflosse und zu deren Muskeln.

Das Mark des Hechtes verdünnt sich, je näher dem Schwanze, allmählig mehr. Im letzten Schwanzwirbel schwillt es wieder auffallend an, spindelförmig, wird 1 Mm. dick bei einem  $1\frac{1}{2}$  Fuss langen Thiere; die Anschwellung ist 10 Mm. lang und läuft nach rückwärts und aufwärts in einen Endfaden aus.

Frühere Angaben über diesen Knoten des Fischmarkes finden sich insbesondere von E. H. WEBER<sup>1)</sup>, welcher den des Karpfens beschreibt und richtig abbildet. Er kennt auch jenen der Aalraupe und des Welses, ohne sich über seine Bedeutung auszusprechen.

Späterhin hat QUATREFAGES<sup>2)</sup> bei *Amphioxus lanceolatus* eine am hinteren Markende gelegene ampullenartige Erweiterung des Centralcanals beschrieben, welche das 0,05 messende Filum um das Vierfache an Dicke übertreffe. Sie fehlt indessen an 2 Thieren von 3 Cm. Länge, wie ich finde.

<sup>1)</sup> E. H. WEBER, Knoten und unpaarer Faden, mit dem sich das Rückenmark einiger Fische endet, namentlich bei *Cyprinus carpio*. MECKEL's Archiv 1827.

<sup>2)</sup> QUATREFAGES, Annales des sc. nat. 3. Série Zool. T. IV. 1845.

Aus den Beobachtungen von W. KRAUSE<sup>1)</sup> über den terminalen Ventrikel des Rückenmarks ist an dieser Stelle zu bemerken, dass bei den Säugethieren in der Höhe des Ventrikels die weissen Stränge continuirlich untereinander verschmolzen gesehen wurden. Die grauen Hörner existirten noch und die vorderen enthielten deutliche multipolare Nervenzellen von 0,014 Mm. Dicke. Die von Früheren bemerkten Anschwellungen des menschlichen Conus medullaris sind auf die Verhältnisse des V. terminalis zurückzuführen.

Ich schliesse diese historische Darstellung mit der Erwähnung eines von SCHLEMM<sup>2)</sup> geschilderten Falles der Vermehrung der Zahl der Rückenmarksnerven des Menschen von 31 auf 32 Paare. Die Vermehrung betraf das untere Markende, in dem ausser den fünf Kreuznerven noch jederseits zwei Steissbeinnerven vorlagen. Der Nervus coccygeus secundus dexter entsprang mit einer hinteren und vorderen Wurzel, ging dicht am Filum herab und bildete ein Ganglion von  $\frac{1}{2}$  Mm. Länge zwischen dem Ausgang des dritten und vierten Lendennerven aus der harten Hirnhaut. Der Nerv tritt zwischen dem Filum und dem ersten Steissnerven durch eine besondere Oeffnung nach aussen. Auf der linken Seite entspringt der Nerv gleichfalls mit zwei Wurzeln und bildet sein  $1\frac{1}{3}$  Mm. langes Ganglion gegenüber der Durchtrittsstelle des zweiten Sacralnerven. Jenseits des Ganglion, an welches die vordere Wurzel sich dicht anlegt, spaltet sich der Nerv in drei Fäden, von welchen zwei sich an den Coccygeus primus derselben Seite anlegen und bei ihm verbleiben, während der dritte als Coccygeus secundus dicht neben dem Filum herabzieht. Das Ganglion des ersten Steissnerven liegt linkerseits dem des zweiten gerade gegenüber, rechterseits etwas tiefer.

### Neue Beobachtungen.

#### a) Nerven und Ganglien des Filum terminale.

Wenn man auch nach dem Vorausgehenden kaum wird im Zweifel sein können, dass in der That Nervenfasern innerhalb des Filum terminale in den verschiedenen Höhen seines Verlaufes vorkommen, so

<sup>1)</sup> W. KRAUSE, Der Ventriculus terminalis des Rückenmarks. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XI. H. 2. 1875.

<sup>2)</sup> SCHLEMM, Anatomische Beobachtungen über die Anzahl der Steissbeinnerven. MÜLLER's Archiv. 1834. pag. 91. — Observationes neurologicae. pag. 5.



weichen doch selbst die bejahenden Angaben beträchtlich von einander ab und es tritt eine grosse Unbestimmtheit und Unsicherheit zu Tage nicht allein bezüglich der Zahl, der Beschaffenheit und Lagerung der fraglichen Nervenfasern innerhalb des Endfadens, sondern auch hinsichtlich der Beurtheilung der Bedeutung dieser Nervenfasern. In Bezug auf letzteren Punct schwanken die Meinungen wesentlich darüber, ob wir es dabei mit Gefässnerven oder Periostnerven zu thun haben; schlimmer noch als mit der systematischen Stellung sieht es aber mit der einfachen Topographie jener Nerven aus.

Nach beiden Richtungen hin macht sich zunächst der Mangel der Verwendung geeigneter Querschnitte aus verschiedenen Höhen des Filum bemerklich. Durch diese erhält man sofort eine bestimmte Kenntniss sowohl über die Zahl, Anordnung und Lage der zu suchenden Nerven, als auch über einige histologische Verhältnisse, welche an Zerpupfungspräparaten von Längsstücken schwieriger zu sehen sind.

Zu diesem Zweck wurde das untere Drittel von Rückenmarken sammt seinen Hüllen in flache, mit verdünnter Chromsäure gefüllte Gefässe eingelegt, die fibröse Markhaut der Länge nach aufgeschlitzt, das Mark blossgelegt und bei passender Befestigung gehärtet.

Für die Untersuchung ist der jenseits des Sackes der fibrösen Hülle gelegene Theil des Filum, das von LUSCHKA sogenannte Filum externum, mit besonderer Aufmerksamkeit behandelt worden: es lohnt sich die hierauf verwendete Sorgfalt durch den Gewinn der belehrendsten Schnitte. Während nämlich in weiter oberhalb gelegenen Strecken nicht selten kleinere oder grössere Ungleichheiten der Nervenvertheilung auf den symmetrischen Hälften wahrzunehmen sind, treten die zu einander gehörigen Nervenbündel in der nächsten Umgebung der Durchtrittsstelle in schönste Ordnung zusammen.

Zur Behandlung des Filum internum ergab sich ausserdem als das Zweckmässigste, gleich anfangs innerhalb der zur Härtung anzuwendenden Flüssigkeit alle Sacralnerven zu entfernen, den Nervus coccygeus selbst jedoch bei dem Filum zu belassen, wenn er mit demselben irgend enger verbunden war.

Loupen-Untersuchung des frischen Organs ist selbstverständlich nicht auszuschliessen, sondern dient im Gegentheil sehr wohl zur ersten Orientirung der Verhältnisse des ersten Steissnervenpaares und seiner Beziehungen zum Filum. Man bemerkt bei dieser Betrachtungs-

weise im günstigen Fall schon von vornherein, dass unterhalb der Austrittsstellen der Wurzelbündel des Coccygeus I noch andere feine Bündel zum Vorschein gelangen, welche am unteren Ende des Conus medullaris und am Filum allerdings dichter anliegen als die vorhergehenden und ohne weitere Prüfung möglicherweise auch mit bindegewebigen Filamenten verwechselt werden könnten, welche letztere selbst gleichzeitig vorhanden sein können. Um sich aber zu vergewissern, ob solche Nerfenfädchen nicht etwa dem ersten Steissnervenpaar angehören, ist es nothwendig, letzteres bis zu seiner Durchtrittsstelle durch den Sack der Dura zu verfolgen.

Zunächst handelt es sich also um die Beschreibung einer Reihe von Querschnitten, welche aus dem Endfaden des Markes gewonnen worden sind.

### Erster Fall.

Mark des Menschen. Das Steissbeinnervenpaar war völlig getrennt vom Filum terminale und ist vor der Härtung entfernt worden.

1) Schnitt durch das Filum, 1 Cm. unterhalb der Spitze des Conus medullaris (Fig. 1).

Der Centralcanal hat die Form eines gleichschenkligen Dreiecks mit hinterer Basis, vorderer, stark ausgezogener Spitze. Um das Epithel des Centralcanals befindet sich noch eine dünne, zusammenhängende Zone gefässreicher schwammiger Substanz mit häufigen, rundlichen kleinen Zellen. An sie schliesst sich nach aussen eine rückwärts schmalere, seitlich und vorn etwas breitere Schicht weisser Substanz, mit echten markhaltigen Nervenfasern, eine Fortsetzung, vielmehr der Beginn der Markstränge. Auf beide Substanzen gehe ich hier nicht genauer ein.

Diese Bildungen liegen eingeschlossen in einem Gürtel dichten fibrillären Bindegewebes, welches zum grössten Theil in Längsbündeln geordnet und demgemäss sich quer durchschnitten zeigt. An seine vordere Begrenzungslinie ist die vordere Spinalarterie als kleineres und die entsprechende Vene als sehr weites Gefäss locker angeheftet. Durchschnitte kleinerer Gefässe liegen an verschiedenen anderen Stellen innerhalb jenes Bindegewebes.

Innerhalb des letzteren, in der Nähe seiner seitlichen Peripherie und mehr nach den hinteren Theilen des Filum gerückt sind aber ausserdem einerseits die Querschnitte einiger verschieden grosser Bündel markhaltiger Nervenfasern wahrzunehmen (Fig. 1 n), welche,

es sind diejenigen einer Seite, stärker vergrössert in Fig. 2 wiedergegeben sind. Die entsprechenden Bündel der andern Seite liegen nicht innerhalb des Filum, sondern sind dicht an dasselbe angeheftet, so dass sie an der Begrenzungslinie desselben nach aussen vorspringen.

Ausser diesen in Bündeln liegenden markhaltigen Nervenfasern, deren jederseits gegen 70 gezählt werden können, von verschiedenem, in der Abbildung deutlich zu Tage tretendem Durchmesser, finden sich an verschiedenen Stellen der Binde substanz noch einzelne zerstreut liegende derselben Beschaffenheit.

- 2) Schnitt durch dasselbe Filum, 2 Cm. unterhalb der Spitze des Conus. Ein Theil dieses Schnittes ist in Fig. 3 abgebildet.

Der Centralcanal hat dieselbe Form. Spuren grauer und weisser Substanz noch immer vorhanden. Die umschliessende Bindegewebssmasse hat denselben Umfang. In dem grösseren der linksseitigen Nervenbündel war ich nicht wenig überrascht, zwei der schönsten Nervenzellen zu sehen, welche an Grösse und Beschaffenheit genau mit den Zellen der Spinalganglien übereinstimmen (Fig. 3 g).

Da nur von Strecke zu Strecke Querabschnitte gewonnen worden waren und nur wenige Schnitte aus derselben Höhe übrig blieben, kann ich nicht angeben, ob in derselben Gegend noch mehr Nervenzellen vorhanden gewesen sind. Es ist aber zu vermuthen, da ich im folgenden Falle, auf dieselbe Stelle achtend, mehr solche aufgefunden habe.

- 3) Schnitt durch dasselbe Filum, aus der Mitte seiner Länge (Fig. 4).

Aeusserlich zeigte hierselbst das Filum eine nicht unbeträchtliche, spindelförmige, dem Anschein nach von einem weiten, blutgefüllten Gefässe herrührende,  $1\frac{1}{2}$  Cm. lange Anschwellung; dies bestätigte die genauere Untersuchung. Von einem Centralcanal ist keine Spur mehr vorhanden. Die Substanz des Filum zeigt das blutgefüllte Lumen der erweiterten, schon oben bemerkten Terminalvene. Der Querschnitt der Arterie und einiger kleinerer Gefässe ist in der Figur zu bemerken. Hier und da zerstreute Fettzellen machen sich bemerklich; ausserdem mehrere, theils kleinere, theils grössere Nervenbündel. Die grösseren derselben finden sich nur auf der einen Seite; es ist zu schliessen, dass die entsprechenden der andern Seite sehr locker angeheftet gewesen und von dem Schnitte alsdann abgefallen sind; an den erhaltenen können zusammen gegen 48 Nervenfasern gezählt werden. Die kleineren Stämmchen enthalten zusammen gegen 28.

- 4) Schnitt durch dasselbe Filum, kurz vor seinem Austritt aus dem Sack der Dura (Fig. 5).

Die im vorhergehenden Schnitt sehr vergrösserte Vene zeigt ein sehr reducirtes Lumen. Im Uebrigen ist die wesentliche Anordnung dieselbe geblieben. Es fehlt noch immer das stärkere Nervenbündel auf der einen Seite, wohl aus derselben Ursache wie zuvor. Dass man nicht die im Innern des Filum gelegenen feinen Bündel als aus der Zerstreuung des seitlichen Convolutes hervorgegangen betrachten könne, zeigt die Untersuchung des Filum externum.

- 5) Schnitt durch dasselbe Filum, unmittelbar nach seinem Durchtritt (Fig. 6).

Die Querschnitte der Arterie und Vene sind deutlich wahrnehmbar innerhalb eines von Fettzellen etwas stärker durchsetzten, dichten Bindegewebes. Zu beiden Seiten, noch innerhalb der Bindegewebsmasse zeigen sich einerseits ein grösseres, andererseits zwei kleinere Nervenbündel. Weiter im Innern sind noch sechs kleine quergetroffene Stämmchen zu bemerken, die zum Theil nahe beisammen liegen.

Beiderseits können gegen 78 und 60, in den inneren Theilen gegen 32 Nervenfasern gezählt werden.

### Zweiter Fall.

Mark des Menschen. Der Nervus coccygeus ist jederseits entfernt.

- 1) Schnitte durch den oberen Theil des Filum, etwa 2 Cm. unterhalb der Spitze des Markkegels (Fig. 7, 8 u. 9).

Form des Centralcanals und nächste Umgebung entspricht dem vorgehenden Filum in gleicher Höhe. Selbst was die Nerven betrifft, herrscht grosse Aehnlichkeit, indem die Zahl der Fasern, die Lage der Bündel nahezu dieselben Verhältnisse zeigen. Auch in diesem Falle liegt nur auf einer Seite das betreffende Nervenbündel innerhalb der Substanz des Filum, während dasjenige der andern Seite durch Bindegewebe angeheftet ist. Fig. 7 zeigt bei stärkerer Vergrösserung den querdurchschnittenen Nerven der einen Seite mit 2 Spinalganglienzellen; Fig. 8 einen folgenden Schnitt bei schwächerer Vergrösserung. Es zeigen sich hier 6 Ganglienzellen, deren Gegenwart den Umfang des Nervenquerschnitts beträchtlich vergrössert. Ueber diese Zahl von Zellen geht es in einem Querschnitt nicht hinaus, sondern es folgen solche mit 5, 4, 3, 2 und schliesslich einer einzigen Zelle, welche an der Seitenwand des Nervenstämmchens anliegt (Fig. 9).



Alle diese Ganglienzellen besitzen einen grossen bläschenförmigen Kern mit einem bis zu drei Nucleolen. Das Protoplasma der Zellen ist fein granuliert. Ausläufer sind keine wahrzunehmen. Jede Zelle wird von einer kernhaltigen Scheide umhüllt.

2) Schnitt durch dasselbe Filum, 5 Cm. unterhalb der Spitze des Markkegels (Fig. 10 u. 11).

Der Centralcanal ist auf einen querliegenden Spalt reducirt, der von einem einfachen Epithelkranz cylindrischer Zellen umgeben wird. Ein Lumen ist streng genommen nicht zu sehen, vielmehr liegen vordere und hintere Epithelwand dicht aneinander. Seine Lage ist ganz hinten, nur wenig Bindegewebe grenzt ihn nach rückwärts ab. Einige Schnitte weiter nach abwärts ist vom Centralcanal und seinem Epithel nichts mehr zu sehen. Wir befinden uns also am hintersten Ende des Rückenmarks und es ergibt sich, dass dasselbe als ein dorsoventralwärts comprimierter Epithelkranz endigt, ein Verhältniss, welches in derselben Weise bei dem Frosch und den Knochenfischen sich vorfindet. Abgesehen von dieser Abplattung ist demnach das hintere Markende dem embryonalen Markrohr am ähnlichsten geblieben (Fig. 10).

Ausserdem bemerkt man an diesem Schnitte die quergetroffenen grösseren Gefässe, insbesondere aber jederseits im Inneren der Substanz des Filum, nahe seiner Peripherie, ein stärkeres Nervenstämmchen, weiter im Innern einzelne kleine Bündel. In Fig. 11 ist ein Bündel bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet und lassen sich etwa 56 Nervenfasern jederseits zählen.

3) Schnitt durch dasselbe Filum, kurz vor dem Durchtritt.

Vom Centralcanal nichts mehr vorhanden. Die übrigen Verhältnisse wesentlich ganz dieselben wie vorher.

### Dritter Fall.

Mark des Menschen. Die vordere Wurzel des Nervus coccygeus einer Seite ist an mehreren Stellen fester als gewöhnlich mit dem ungewöhnlich starken Filum verbunden und wurde darum nicht entfernt. Die grössere Dicke des Filum beruht wie die Schnitte zeigen, auf einer bedeutenden Durchsetzung der Bindegewebssubstanz mit Fettzellen. Von letzterem Filum besitze ich nur Präparate der unteren Hälfte, sowie des jenseits des Durchtritts gelegenen Theiles.

1) Schnitt durch die Mitte des Filum (Fig. 12).

Reichliche Gegenwart von Fettzellen. An einzelnen Stellen, in

der nächsten Umgebung der Gefässe und Nerven ist das Bindegewebe in etwas dichteren Zügen angeordnet; ebenso verdichtet sich dasselbe rings in der Peripherie des Endfadens. Arterie und Vene vorhanden, jede Spur des Centralcanals fehlt. Rings um die dünne Wand der weiten Vene befinden sich, wie in Fig. 4, Spalträume, die in gewissen Abständen durch mit der Adventitia der Vene zusammenhängende Bindegewebszüge unterbrochen werden. Dieselben sind wohl als Lymphräume aufzufassen.

Im Ganzen können 7 Nervenquerschnitte gezählt werden, je ein Stämmchen mit 0,12; 0,048; 0,072; 0,06 Mm.; drei mit je 0,024 Mm. Durchmesser, die einen in der Nähe der Peripherie liegend, die anderen im Innern zerstreut.

2) Schnitt durch dasselbe Filum, jenseits des Durchtritts.  
(Fig. 13).

Es lässt sich zwar das Filum externum von seiner Umgebung unschwer losschälen, dies wurde jedoch mit Absicht vermieden, um zugleich den Nervus coccygeus in den Schnittbereich zu bringen.

Wie die Fig. 13 zeigt, grenzt sich die Substanz des Filum deutlich gegen seine nächste Umgebung von gleichfalls dichtem fibrillären Bindegewebe ab.

Dies beruht theils auf der Gegenwart von Spalträumen, theils auf der anderen Richtung der Fibrillenzüge der nächsten Umgebung, welche überwiegend quere Faserung besitzt, während die des Filum wesentlich senkrecht absteigt. In der theilweise noch fetthaltigen Substanz des Filum selbst finden sich 5 kleine Nervenstämmchen, zum Theil nahe bei einander. Ausserdem sind die Blutgefässe zu bemerken. Zu beiden Seiten, einerseits schon ausserhalb der Substanz des Filum gelangt, zeigen sich je zwei etwas ansehnlichere Stämmchen. Es sind dies diejenigen, welche in den früheren Fällen in oder an der Peripherie des Filum sich vorfanden. Die Zahl von Nervenfasern beträgt im Ganzen etwa 180.

Weiter nach rückwärts blickend (denn das Filum nimmt die vordere Seite des Präparates ein) bemerken wir die Querschnitte sowohl der starken sensiblen (*s*), als auch der schwächeren motorischen Wurzeln (*m*) des jedseitigen Nervus coccygeus. Die sensible Wurzel der einen Seite zeigt zerstreute Nervenzellen (*g*) und haben wir demnach das Spinalganglion des Coccygeus I vor uns; ein Fall, der wiederum daran erinnert, aus welchem Grunde früherhin das öftere Fehlen dieses Ganglion behauptet werden konnte. Die Stämme *s'* und *m'* sind bereits unterhalb des zugehörigen Ganglion getroffen.

- 3) Schnitt durch dasselbe Filum externum, 2 Cm. weiter abwärts.

Auch hier wurde der ganze Strang durchschnitten, welcher das Filum und das Steissnervenpaar enthielt. Innerhalb der Stämme des letztern sind keine Ganglienzellen mehr wahrzunehmen. Eine Theilung der Stämme in mehrere Aeste hat noch nicht stattgefunden; vielmehr besteht das Steissnervenpaar jederseits noch aus zwei Stämmen, einem grösseren, am meisten lateralwärts gelegenen, und einem kleineren, der Medianlinie näheren. Vor diesen, in einer queren Reihe und in grösseren Abständen als zuvor nebeneinanderliegenden Stämmen ist das Filum als deutlich abgegrenztes Bündel zu bemerken. Sein Fettreichthum hat etwas zugenommen, die Gefässquerschnitte sind deutlich. Sämmtliche Nervenbündel innerhalb seiner, die im weiter aufwärts gelegenen Theile mehr unregelmässig zerstreut waren, sind nunmehr seitlich symmetrisch geordnet und zeigen sich einerseits zwei, andererseits drei Bündel, indessen mit ungefähr gleicher Vertheilung der Nervenfasern auf beiden Seiten. Ausser diesen innerhalb des Filum gelegenen sind endlich noch die in der Figur 12 mit *c''* bezeichneten Stämmchen zu bemerken, doch haben dieselben gleichfalls schon stärkeren seitlichen Abstand vom Filum erhalten.

#### Vierter Fall.

##### Mark des Kalbes.

Vom Filum des Kalbes, welches sich bekanntlich weit in die Schwanzwirbelsäule hineinerstreckt, gilt bezüglich seines Nerven gehaltes ein Aehnliches, wie beim Menschen. An einem Querschnitt, welcher von einer weit unterhalb der Austrittsstellen der letzten Nervenwurzeln aus dem Mark und jenseits des Centralcanals befindlichen Strecke genommen ist, lassen sich nicht weniger als 15 quergetroffene Nervenstämmchen nachweisen, die sämmtlich innerhalb der Substanz des Filum liegen. Letzteres hat hier einen Durchmesser von  $1\frac{1}{2}$  Millimeter. Hierzu kommt, dass auch an diesen Nerven einzelne echte Ganglienzellen von 25 bis 30 Mikren zu sehen sind.

Dass das Filum an seiner glatten Aussenfläche von einem Endo-, besser Mesothel bekleidet sei, war schon von vornherein zu erwarten. Mesothel, da es dem Mesoderm entstammt.

### Systematische Stellung der beschriebenen Nerven.

Es scheint nach der vorausgehenden Schilderung der Nervenvertheilung im Filum terminale nicht mehr nothwendig zu sein, die Meinung zu widerlegen, diese Nerven seien als Gefässnerven zu betrachten, dazu bestimmt, die Gefässe des Filum zu versorgen. Eine solche Meinung konnte nur so lange bestehen, als die betreffenden Nerven nur ungenügend bekannt und zweifelhaft waren. Sie entsprang offenbar mehr dem Bedürfnisse Derjenigen, welche Nervenfasern im Filum gesehen hatten, diesen irgend eine Function zuzuweisen, als der Nothwendigkeit und einer gründlichen Ueberlegung; man wusste eben nichts Besseres damit anzufangen.

Unter den gegenwärtigen Umständen aber dürfte es nicht schwer sein, die Ansicht zu begründen, dass die Gegenwart jener Nerven als der Ausdruck der untersten Nervengliederung erscheine und dass jene Nerven die untersten Spinalnerven darstellen.

Werfen wir einen Rückblick auf die gegebenen Verhältnisse, so wurde schon bei der Beschreibung der Beobachtungen die Bemerkung hervorgehoben, dass man bei der Präparation der unteren Wurzeln der Rückenmarksnerven mitunter freien Auges, leichter mittelst der Loupe, Filamente nervöser Beschaffenheit, die unterhalb der letzten Wurzelbündel des Steissnervenpaares aus dem Ende des Markkegels austreten, beobachten könne. Diese bleiben in der Regel dem Filum in seinem ganzen Verlauf innerhalb des Sackes der harten Markhaut beigesellt, entweder in die Substanz des Filum peripherisch eingeschlossen, oder seiner Aussenfläche durch Bindegewebe angefügt. Von ihnen würde es sich ohne Weiteres schwer sagen lassen, ob man sie für sensible oder motorische Wurzeln halten müsse, oder ob sie beide Elemente in sich vereinigt enthalten; man wird aber nicht umhin können, diese aus den Seitentheilen des Markes stammenden Nervenfäden von vornherein für spinale Wurzelbündel zu erklären.

Ausser diesen mehr oberflächlich gelegenen Bündeln finden sich, gleichfalls in der bindegewebigen Umgürtung der oberen Hälfte, und in der Bindesubstanz der unteren Hälfte, anfänglich zerstreut liegende, später zu zarten Bündeln sich sammelnde Gruppen von Nervenfasern. Man könnte im Zweifel sein, ob dieselben als Aeste der vorhergenannten Wurzelbündel, oder selbstständig vom Mark entspringende Nerven zu betrachten seien. Ich glaube mich letzterer



Ansicht zuneigen zu müssen. Denn die peripheriewärts an oder innerhalb des Filum herablaufenden Nerven verbleiben schliesslich auf ihrer anfänglichen Stärke. Es ist vielmehr wahrscheinlich, dass die tiefer gelegenen Nervenbündel niemals an die Aussenfläche des Filum nach geschehenem Ursprung hinaustreten, dass sie also Austrittsstellen am Mark, wie sie allen übrigen Nervenwurzeln zukommen, gar nicht besitzen, sondern innerhalb der Spitze des Conus medullaris entspringen und innerhalb des Filum herablaufen. Diese Form des Verlaufs würde indessen dem Begriffe von Nervenwurzeln, als welche ich auch diese Nervenbündel auffasse, gewiss nicht widerstreiten. Ich wüsste nicht, in welcher anderen Weise die Gegenwart dieser tieferen Nervenbündel mit Grund erklärt werden könnte.

Ob bei letzteren eine Scheidung in motorische und sensible Wurzelfasern vorhanden sei, lässt sich nicht beobachten. Bei den stärkeren, an der Peripherie des Filum befindlichen Wurzelbündeln dagegen besteht ein Anhaltspunct, welcher für eine solche Scheidung spricht. Es ist der, dass das stärkere Bündel in ein Ganglion anschwillt, während daneben befindliche Wurzelfasern jenseits der Scheide des Ganglion liegen bleiben; letztere Fasern werden für die schwächere motorische, das stärkere Bündel für die stärkere sensible Wurzel zu erachten sein.

Gerade die Gegenwart des Spinalganglion an der einen Wurzel ist aber ein gewichtiger Grund für die Richtigkeit der angegebenen systematischen Stellung der genannten Nerven.

Auch allgemeinere Betrachtungen drängen zu einer solchen Entscheidung. Jedem Metamer, wie wir wissen, gehört ein Nervenpaar ursprünglich zu. Man ist deshalb von vornherein berechtigt, für jedes Glied der Körpergliederung nach dem entsprechenden Nervenglied zu suchen. Es kann nun zwar eines oder mehrere dieser Art durch Zusammenziehung mit einem zunächst oberhalb gelegenen Abschnitt zu einem einzigen verschmelzen und wird man im Anblick des scheinbaren Rückzuges des Säugethiermarkes in den Wirbelcanal an Zusammenziehungen im Bereich der hinteren Nervengliederung zu denken sehr geneigt sein: in wieweit aber eine Zusammenziehung thatsächlich vorhanden sei, ist für jeden einzelnen Fall immer zu untersuchen.

So verlaufen in unserem Fall die letzten Spinalnerven, wie klein sie sein mögen, nicht in der Bahn des ersten Steissnervenpaares, sondern in discreten Gebieten. Ob dieselben, dem Zwischen-

raum zwischen zweitem und drittem, drittem und viertem Steisswirbel ursprünglich angehörig, thatsächlich zwischen diesen Wirbeln austreten oder dem ersten Steissnervenpaar von unten her genähert, vermag ich nicht anzugeben. Wohin sie schliesslich peripheriewärts laufen, lässt sich zwar vermuthen, doch mühsam verfolgen.

Anknüpfend an den SCHLEMM'schen Fall erblicke ich also auch in dem Vorkommen eines zweiten Steissnervenpaares keine ausnahmsweise sondern eine regelmässige Erscheinung, nur insofern ungewöhnlich, als dort das betreffende Nervenpaar stärker entwickelt war.

Ist die vorausgehende Ueberlegung begründet, so haben wir auf alle Fälle die letzten Spinalnerven vor uns. Sie sind am spätesten gefunden worden; in der Folge werden keine weiteren mehr zu beobachten sein. Statt 31, würden 33 Paare zu zählen sein.

Hieran knüpfen sich einige Bemerkungen über den Endfaden und

### b) die caudale Anschwellung des Fischmarkes.

Eine Abbildung der fraglichen Anschwellung, vom Rückenmark des Karpfens, in ihrer Lagebeziehung zur Wirbelsäule, gibt E. H. WEBER (a. a. O.). Einen Querschnitt durch die Anschwellung desselben Rückenmarks habe ich in Fig. 14 abgebildet.

Dem äusseren Ansehen nach macht dieses Gebilde einen eigenthümlichen Eindruck. Um mich über seine Verhältnisse zu unterrichten, untersuchte ich zunächst das Mark der Barbe, von welchem STILLING die auffallende Angabe gemacht hatte, dass es mit einem Knoten endige und dass nervöse Elemente an dem Aufbau des Knotens theilhaftig seien. Das später hierauf geprüfte Mark des Karpfens zeigte, wie zu erwarten war, übereinstimmende Verhältnisse.

Der Knoten findet sich vielleicht bei allen Fischen mit heterocercer Schwanzwirbelsäule. Er liegt in dem nach oben offenen Einknickungswinkel der Wirbelsäule.

Seine Entwicklung geht verhältnissmässig sehr spät vor sich; selbst an 2 Centimeter langen Forellen-Embryonen ist er noch nicht vorhanden.

Bei der Barbe und dem Karpfen ist das Organ zweilappig und hängt mit der ventralen Fläche des hier schon sehr verdünnten Markes innig zusammen, mit demselben in gemeinsame Hülle eingeschlossen. Es ist frisch von gallertigem Ansehen, mit den von WEBER und STILLING angegebenen Dimensionen. Auch bei der Barbe schliesst

das Mark mit diesem Knoten nicht ab, sondern entwickelt ein vollständiges Filum terminale, welches die Aufwärtskrümmung des Endes der Wirbelsäule mitmacht, um erst im längerem Verlauf, auf's Höchste verdünnt, zu endigen. Ueber seine Bedeutung hat blos STILLING sich ausgesprochen. Was den Bau des Organs betrifft, so ergibt sich, dass weder an den Rest eines electrischen Organs, noch an eine sogenannte Steissdrüse, noch an eine Zunahme grauer Rückenmarkssubstanz zu denken ist.

An Querschnitten bemerkt man zunächst, dass die Fortsetzung des Rückenmarks auf dem Rücken des Organs liegt, in einer leichten muldenförmigen Vertiefung desselben. Es überwiegt an Umfang bedeutend gegenüber dem Rückenmark. Beide sind durch eine unvollständige horizontal gespannte, fibröse Scheidewand von einander getrennt. Eine senkrecht stehende, gleichfalls nicht in der Gesamtausdehnung des Organs vorhandene fibröse Platte scheidet das Organ selbst unvollständig in 2 Lappen. Die Scheidewände gehen von der gemeinsamen fibrösen Hülle aus.

Fassen wir zuerst das Rückenmark in das Auge, so ist die Form und das gegenseitige Verhältniss der grauen und weissen Substanz, welche beide noch vorhanden sind, ein anderes geworden, als es von weiter vorwärts gelegenen Strecken des Fischmarkes bekannt ist. Der erweiterte Centralcanal ist aus seiner gewöhnlichen Lage an die dorsale Oberfläche des Markes gerückt. Die Reste der grauen Substanz, zu beiden Seiten und vor dem Centralcanal gelegen, bestehen aus gewöhnlicher Spongiosa mit zahlreichen grösseren und kleineren, grosskernigen Nervenzellen. Die weisse Substanz ist auf 2 Bündel jederseits reducirt, von welchen eines zur Seite der Medianlinie und des Septum anterius, das andere in der lateralen Ecke jeder Seitenhälfte gelagert ist. Die beiden lateralen Stränge entwickeln sich erst während des Verlaufs des Markes über das Organ, ohne aus ihm selbst Nerven zu beziehen; an weiter rückwärts gelegenen Abschnitten des Markes sind nur mehr die medialen Stränge vorhanden; diese aber auch noch hinter dem Organ, im eigentlichen Filum terminale, wo sie sich allmählig verlieren, vielmehr zu sammeln beginnen; auch spärliche Nervenzellen finden sich noch im Anfangstheil des Filum (Fig. 15a).

Der Austritt von Nervenwurzeln ist mit dem Beginn des Organs noch nicht abgeschlossen. Dieser Austritt erfolgt aber nicht aus dem Organ selbst, sondern aus dem Rückenmark, an den seitlichen Ecken desselben.

In der Substanz des Organs fällt zunächst ein grosser Reichtum an Blutgefässnetzen auf, während stärkere zuführende Gefässe nicht bemerkt werden. Das Gefässnetz besteht aus weiteren und engeren polygonalen oder rundlichen Gefäss-Maschen, welche gleichmässig innerhalb der Substanz verbreitet sind. Mit der Adventitia der Capillaren und grösseren Stämmchen in directem Zusammenhang steht nun das eigentliche Gewebe des Organs, ein sehr feines bindegewebiges Reticulum, welches Kerne in den grösseren Knotenpunkten, Serum in den Lücken besitzt. Hierzu kommen hier und da zerstreute Lymphkörperchen.

Das Reticulum steht andererseits nicht nur in Verbindung mit den Scheidewänden und der fibrösen Hülle, sondern auch mit der Spongiosa des Markes selbst, innerhalb der Strecken, in welchen die horizontale Scheidewand fehlt oder vielmehr in der Bildung des Reticulum untergegangen ist. Von hier ausstrahlende Längsbündel, die also zwischen Mark und dem Organ liegen, könnten den Anschein ausstrahlender Nervenfasern einigermassen vortäuschen; ich habe jedoch einen wirklichen Uebergang von Nervenfasern aus dem Rückenmark in das Organ oder umgekehrt, nicht wahrgenommen.

Ebensowenig kommen Nervenzellen in letzterem vor; dagegen seltene, vielfach ramificirte, an den Aesten öfter kolbig angeschwollene echte Pigmentzellen.

Das Filum terminale endigt als ein dorsoventralwärts abgeplatteter Epithelcylinder (Fig. 15 b). Das beschriebene Organ ist demnach bindegewebiger Art und könnte seiner Lage nach höchstens die Function besitzen, dem Rückenmark gegenüber den Bewegungen der Schwanzflosse an einer ausgesetzten Stelle als schützendes Polster zu dienen.

Leipzig, im März 1877.

---



## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXXI.

An allen Figuren bedeutet:

- a* = Arterie.
- b* = Bindegewebe.
- c* = Centralcanal.
- e* = Epithel.
- f* = Fettgewebe.
- ft* = Filum terminale.
- g* = Ganglienzelle.
- gf* = Gefäss.
- gr* = Graue Substanz.
- m, m'* = Motorische Wurzel.
- n* = Nervenbündel.
- p* = Pigmentzelle.
- r* = Reticulum.
- s, s'* = Sensible Wurzel.
- sp* = Spalt, vermuthlich Lymphspalt.
- v* = Vene.
- w* = Weisse Substanz.

- Fig. 1. Querschnitt durch das Filum terminale des Menschen, 1 Cm. unterhalb der Spitze des Conus medullaris. <sup>32</sup>/<sub>1</sub>.
- Fig. 2. Peripherisches Nervenbündel der einen Seite des Querschnittes Figur 1. <sup>256</sup>/<sub>1</sub>.
- Fig. 3. Peripherisches Nervenbündel mit 2 Ganglienzellen, aus einem 2 Cm. unter der Spitze des Conus geführten Querschnitt durch dasselbe Filum.
- Fig. 4. Aus der Mitte desselben Filum. <sup>32</sup>/<sub>1</sub>.
- Fig. 5. Von demselben Filum, vor seinem Durchtritt durch den Sack der Dura mater. <sup>31</sup>/<sub>1</sub>.
- Fig. 6. Von demselben Filum, nach geschehenem Durchtritt. <sup>32</sup>/<sub>1</sub>.
- Fig. 7. Ein peripherisches Nervenbündel des Filum terminale eines andern menschlichen Markes, mit 2 Ganglienzellen. <sup>256</sup>/<sub>1</sub>.
- Fig. 8. Von demselben Nerven ein weiter abwärts gelegener Schnitt, mit 6 Ganglienzellen. <sup>80</sup>/<sub>1</sub>.
- Fig. 9. Von demselben Nerven noch weiter abwärts, mit einer Ganglienzelle. <sup>80</sup>/<sub>1</sub>.

- Fig. 10. Filum terminale eines dritten menschlichen Markes, 5 Cm. unterhalb der Spitze des Conus medullaris. Der Centralcanal *c*, ein querliegender, von Cylinderepithel umsäumter Spalt, endigt unmittelbar darauf. <sup>32</sup>/<sub>1</sub>.
- Fig. 11. Ein peripherisches Nervenbündel des vorhergehend abgebildeten Schnittes. <sup>256</sup>/<sub>1</sub>.
- Fig. 12. Von der Mitte eines sehr fettreichen menschlichen Filum. Von dem Centralcanal ist keine Spur mehr vorhanden.
- Fig. 13. Filum externum desselben Markes, mit den rück- und seitwärts liegenden Querschnitten des ersten Steissnervenpaares. *s*, *m*, die sensible und motorische Wurzel des Coccygeus der einen Seite, in der Höhe des Ganglion (*g*) der sensiblen Wurzel, welches demnach in diesem Fall ausserhalb des Sackes der Dura mater liegt. *s'*, *m'*, die Stämme des Coccygeus I der andern Seite, unterhalb seines Ganglion. <sup>32</sup>/<sub>1</sub>.
- Fig. 14. Querschnitt durch die Mitte des Schwanzorgans des Markes des Karpfens. Auf der einen Seite ist das Gefässnetz (*gf*), auf der andern das bindegewebige Reticulum (*r*) des Organs dargestellt. <sup>32</sup>/<sub>1</sub>.
- Fig. 15 *a*. Von demselben Mark, jenseits des Schwanzorgans. <sup>32</sup>/<sub>1</sub>.
- Fig. 15 *b*. Ende desselben Markes, in Form eines dorsoventralwärts abgeplatteten Epithelcylinders. <sup>150</sup>/<sub>1</sub>.

# Ein Beitrag zur mikroskopischen Technik.

Von

Ernst Calberla.

---

Diese Zeilen bezwecken die Fachgenossen mit zwei neuen Farbstoffen bekannt zu machen, deren Verwendung zum Färben von Gewebstheilen, insbesondere wenn es sich um die Herstellung von Demonstrationspräparaten handelt, sehr zu empfehlen ist.

Der zuerst zu nennende Farbstoff ist eine unter dem Namen Methylgrün mit verschiedenen Nüancen in den Handel kommende blau-grüne Theerfarbe. Ich erhielt dieselbe zuerst im Frühjahr 1874 aus der chemischen Fabrik von M. B. VOGEL in Leipzig unter dem Namen »Vert en cristaux«.

Färbeversuche, die ich im Sommer 1874 mit diesem Farbstoff an Schnitten von menschlicher Haut anstellte, ergaben folgendes Resultat: »Die Kerne der Zellen des Unterhautbindegewebes sowie der Gefässe und Nervenscheiden wurden rosa-roth, die Zellen des Corium, insbesondere deren Kerne, wurden rothviolett und die Elemente der Epidermis nahmen eine grünblaue bis rein blaue Färbung an. Die grünblaue Färbung beschränkte sich auf die Zellen und die Intercellularsubstanz im Stratum Malpighi, während die blaue Färbung die Intercellularsubstanz des übrigen Theiles der Epidermis deutlich machte.«

Ende Sommer 1874 war ich gezwungen diese Versuche zu unterbrechen und kam erst im Frühjahr 1876 dazu, sie wieder aufzunehmen.

Inzwischen hatte ich durch obengenannte Firma neue Quantitäten dieses Farbstoffes erhalten. Versuche mit diesen neuen Proben ergaben, dass das Verhalten gegen menschliche Haut meist das nämliche war wie bei den ersterwähnten Farbstoffproben; es stellte

sich aber auch heraus, dass die Färbung nicht immer haltbar, und dass manchmal auch der Erfolg ein ungleicher oder ungenügender war. Vielleicht war die Zusammensetzung oder die Bereitungsweise des Farbstoffes nicht mehr die gleiche, doch konnte ich hierüber nichts genaues in Erfahrung bringen.

Daneben hatte ich weitere Versuche mit genanntem Farbstoff angestellt: »Erstens hatte ich die Farbe benutzt, um Gewebsschnitte, nachdem sie mit ammoniakalischer oder saurer Carminlösung, mit Hämatoxylin oder mit Pikrinsäure gefärbt worden waren, nachzufärben,« und zweitens: »hatte ich das Methylgrün mit geringen Quantitäten des von FISCHER<sup>1)</sup> in die mikroskopische Technik eingeführten Eosin, im Verhältniss von 1 Theil Eosin auf 60 Theile Methylgrün, versetzt, das Gemisch in warmem Alkohol von 30% gelöst und damit Schnitte von gehärteten Geweben direct oder nach vorheriger Färbung mit Carmin oder Hämatoxylin behandelt.

Bei allen diesen Versuchen leitete mich das Bestreben, eine Farbe oder eine Färbungsmethode zu finden, die bei leichter Anwendungsweise die einzelnen Gewebselemente in prägnanter Form zur Darstellung bringt, die insbesondere Epithelial- und Bindegewebsgebilde, durch etwaige Doppelfärbung, scharf characterisirt.

Diese Versuche ergaben, dass das Gemisch von Methylgrün und Eosin, wurde es direct oder als Nachfärbungsmittel angewendet, wenn es auch nicht alle Bedingungen erfüllte, sich doch als ein sehr brauchbares Färbungsmittel erwies. Eigenthümlich ist es, dass gerade diese Combination mit Eosin wenigstens zum Theil in ihrer Wirkung jener ersten im Sommer 1874 erhaltenen Probe von Methylgrün gleichkam.

Ich bemerke hierbei (es gilt dies auch für den weiter unten angeführten neuen blauen Farbstoff), dass die angestellten Versuche nicht im Entferntesten als umfassende, das ganze Gebiet erschöpfende, zu betrachten sind. Ich habe nur eine geringe Zahl von Geweben und nur wenige in dem Verhalten gegen diese Farbstoffe genauer untersuchen können, allein soviel ergab sich immerhin, dass eine Mittheilung der gefundenen Thatsachen berechtigt sein mag. Der Reihe nach wurden folgende Gewebe mit diesem Farbstoffgemisch behandelt: Haut, Darm, Speicheldrüsen, Lymphdrüsen, Harncanälchen, ferner Knorpel-, Muskel- und Sehnengewebe und Cuticular-

---

<sup>1)</sup> ERNST FISCHER, Eosin und seine Verwendbarkeit in der mikrosk. Technik. Archiv für mikr. Anat. Bd. 12 pag. 349.



gebilde. Diese Gewebe wurden theils direct mit dem Farbstoffgemisch oder mit demselben nach vorheriger Färbung mit Carmin oder Hämatoxylin behandelt. Die Färbung selbst geschah in der Weise, dass die Gewebsschnitte aus Alkohol oder Wasser in die Lösung von Methylgrün und Eosin gebracht wurden. Nach 5—10 Minuten wurden die Schnitte aus der Farbstofflösung entfernt, nun schnell erst mit schwachem, dann mit starkem Alkohol ausgewaschen und hierauf in Nelkenöl und Balsam oder in Glycerin gebracht.

Das Gemeinsame der Behandlung mit Methylgrün-Eosin ist eine rothviolette bis blaue Färbung der Kerne der Epithelialgebilde, ein grün bis grünblau werden der Kerne des Bindegewebes und eine Rosafärbung des gesammten Zellinhaltes, insbesondere der Zellen des Bindegewebes. Cuticularbildungen wurden stets grasgrün, dagegen Lymphzellen stets blau bis blaugrün gefärbt. Quergestreifte Muskelfasern färbten sich stets roth bis rosa, ihre Kerne grün, dagegen wurden die glatten Muskelfasern grün und ihre Intercellularsubstanz roth. Besonders günstige Resultate ergab die Färbung von Schnitten durch Speicheldrüsen mit oder ohne vorherige Behandlung derselben mit Carmin, und von Sehnen-, Quer- und Längsschnitten. Auf Schnitten der Ersteren wurden die Zellen der Ausführungsgänge blau, die Drüsenzellen roth und die Zellen des umgebenden Bindegewebes grün bis grünblau gefärbt.

Bei den Sehnen nahmen die die Bündel umspannenden Bindegewebsfasern eine schwache grüne, deren Kerne aber eine intensiv grüne Farbe an, so dass die einzelnen Bündel sehr deutlich hervortraten. Auch die RANVIER'schen Sehnenkörperchen wurden grün gefärbt, wogegen das Stroma der Sehnenbündel selbst eine rosenrothe Farbe annahm, so dass die einzelnen Gewebtheile auf das Deutlichste sichtbar gemacht wurden.

Der zweite anzuführende Farbstoff ist die unter dem Namen Indulin<sup>1)</sup> seit kurzer Zeit in den Handel kommende dunkelblaue Farbe. Ich erhielt dieselbe im Herbst 1876 von derselben oben genannten chemischen Fabrik in Leipzig. Das Indulin löst sich leicht in warmem Wasser mit dunkelblauer Farbe. Auch in verdünntem Alkohol ist es löslich. Zum Färben verdünnt man die con-

---

<sup>1)</sup> Diese Farbe ist jetzt, sowie auch das Methylgrün, durch jede grössere chemische Waarenhandlung, wie z. B. SCHÄFER in Darmstadt, zu beziehen.

centrirte wässrige Lösung mit dem sechsfachen Volum Wasser. Zu färbende Schnitte von Geweben werden 5—20 Minuten in die dünne Farbstofflösung gebracht und hierauf in Wasser und Alkohol ausgewaschen und in Nelkenöl oder Glycerin aufgehellt.

Das Eigenthümliche dieses Farbstoffes besteht darin, dass er nie die Zellkerne, dass er nur den Zellinhalt oder noch öfter nur die Intercellularsubstanz blau färbt.

Auch mit diesem Farbstoff habe ich Schnitte von Haut, Knorpel, durch Theile des Verdauungstractus, von Speichel- und Lymphdrüsen, sowie des Urogenitalsystems, von Sehnen- und Muskelgewebe gefärbt. Die Resultate sind folgende: Die Epithelien werden niemals, dagegen ihre Intercellularsubstanz stets gefärbt. In gleicher Weise wird die Intercellularsubstanz der glatten Muskelfasern und der Drüsenzellen tingirt. Das Bindegewebe wird blau ohne deutlicheres Hervortreten der Kerne gefärbt. Diese letztere Eigenschaft ist besonders zur Demonstration von Muskelquerschnitten gut zu verwenden indem hier die querdurchschnittenen Muskelfasern nicht, dagegen das dieselben umgebende Bindegewebe sehr schön gefärbt wird.

Beim Knorpel nimmt nur die Intercellularsubstanz eine blaue Farbe an.

Als ganz besonders charakteristisch ist das Verhalten des Indulins gegen Sehngewebe anzuführen.

Das Stroma der Sehnenbündel wird schön blau, das die Bündel umgebende Bindegewebe gar nicht oder nur ganz lichtblau, die RANVIER'schen Sehnenkörperchen niemals gefärbt. Letztere erscheinen daher als weisse sternförmige Figuren auf blauem Grunde. Das Indulin wirkt also gerade umgekehrt wie das Methylgrün auf das Sehnen- und die meisten anderen Gewebe.

In seiner Wirkungsweise ähnelt es sehr dem von RANVIER<sup>1)</sup> angeführten Bleu de quinoléine, welches jetzt nicht mehr im Handel zu erhalten ist.

Das verschiedene Verhalten der einzelnen Gewebsbestandtheile gegen Farbstoffe spricht für eine verschiedene Anziehungskraft dieser Elemente zu den Farbstoffen, es wohnen also den Gewebsthei-

---

<sup>1)</sup> RANVIER, *Traité technique d'histologie*. Paris 1875. pag. 58 und 283 ff.

len verschiedene chemische Kräfte bei, denn die Verwandtschaft der Gewebe zu Farben und deren etwaige Fixirung beruht sicherlich auf chemischen Vorgängen. Ich glaube, dass durch methodische Anwendung besonders charakteristischer Farbstoffe auch für die chemische Natur der einzelnen Gewebstheile sich wichtige Aufschlüsse erlangen lassen, gerade so wie jetzt schon durch die verschiedenen Färbungsmethoden für die Kenntniss der morphologischen Verhältnisse der Gewebe schöne Resultate gewonnen worden sind.

Die beiden angeführten Farbstoffe zeichnen sich durch ihr auffällig verschiedenes Verhalten gegen einzelne Gewebstheile in so hervorragender Weise aus, dass die Mittheilung dieser Färbungsmittel sicherlich berechtigt war.

---

# Ueber Neubildung von Kiemen bei Siren lacertina.

Von

**Dr. R. Wiedersheim,**

a. o. Professor und Prosector zu Freiburg i. B.

---

Im 27. Band der Zeitschr. f. wiss. Zoologie theilte Frln. MARIE VON CHAUVIN die interessante Thatsache mit, dass sich bei einer Larve von *Salamandra atra*, nachdem die Kiemen geschrumpft und endlich ganz verloren gegangen waren, aufs Neue Kiemen, obwohl in abnormer Form, bildeten.

Damit lebte das Thier noch 15 Wochen fort und entwickelte sich kräftig. Man wird dadurch an die DUMÉRIL'schen Versuche an *Axolotl*n erinnert, worauf v. SIEBOLD (an demselben Orte) mit Recht aufmerksam macht.

Es mag nicht ohne Interesse sein, auf ähnliche Erfahrungen, welche COPE (Journ. of the Acad. of nat. scien. Philad. VI. 1) an einem Exemplar von *Siren lacertina* gesammelt hat, aufmerksam zu machen. Der amerikanische Forscher sah das fast 10 Zoll lange Thier — es war mitten im Winter — in einem Aquarium und vermochte zu dieser Zeit keine Spur von Kiemen an ihm zu entdecken. Es kam öfter an die Oberfläche, um Luft zu schnappen, welche zum grossen Theil durch die Kiemenlöcher entwich, wobei in der Umgebung der letzteren eine convulsivische, zitternde Bewegung, verbunden mit immerwährendem Oeffnen und Schliessen der Kiemen-spalten zu bemerken war. Zugleich sog das Thier Wasser durch die äusseren Nasenlöcher ein (!).

Wie die Kiemen verloren gegangen waren, ob durch allmälige Resorption oder ob sie von den im Aquarium befindlichen Fischen<sup>1)</sup>

---

<sup>1)</sup> Dahin gehört auch eine Beobachtung ERBER's (Versammlung der zool. botan. Gesellsch. vom 6. Decbr. 1876. Wien) an einem vier Zoll langen leben-



abgefressen wurden, lässt COPE unentschieden, jedoch scheint er mehr zu letzterer Ansicht hinzuneigen.

Allmählig wuchsen an Stelle der verlorenen Kiemen neue hervor, ohne dass sie, wie es scheint, in ihren Formverhältnissen von den früheren abgewichen wären.

Das Thier hatte im Ganzen über zwei Monate ohne Kiemen existirt.

Endlich erwähnt COPE noch ein Exemplar von *Siren striata*, dessen Kiemenbüschel stark verdickt waren und mit ihren drei Hauptästen der Länge nach der Nackenwand zwischen den Kiemenpalten fest anklebten. Dabei waren sie »entirely abortive« und theilweise atrophisch. Also auch in diesem Fall konnte von keiner Function derselben die Rede sein.

Alles dieses fordert auch bei *Siren* zu Umwandlungsversuchen auf, wie sie beim Axolotl auf Anregung<sup>1)</sup> von WEISMANN von Frln. VON CHAUVIN mit so grossem Erfolg durchgeführt worden sind. Die Wahrscheinlichkeit des Gelingens solcher Versuche wird meiner Ansicht nach noch durch Folgendes unterstützt. Einmal ist von englischer Seite die Beobachtung gemacht worden, dass der in Frage stehende Kiemenmolch stundenlang ausserhalb des Wassers zu leben im Stande ist, was wohl seine Erklärung findet in den die ganze Leibeshöhle bis zur Cloake durchziehenden Lungen, welche grösser entwickelt sind, als bei den übrigen Kiemenmolchen. Dazu kommt, dass sie vom Aditus ad laryngem aus zu gewaltigen Säcken aufgeblasen werden können, was nach meinen Erfahrungen bei *Proteus* und *Menobranchus* nur selten, meistens aber gar nicht gelingt, wie die Organe dieser letztgenannten Thiere überhaupt

---

den *Siren*, welchem sechs amerikanische Tritonen die Extremitäten sowohl als auch die Kiemen abgefressen hatten. Beide ergänzten sich nach und nach. Dasselbe lässt sich auch, wie allgemeiner bekannt sein dürfte, bei Axolotln constataren.

<sup>1)</sup> Ich sage ausdrücklich: »auf Anregung WEISMANN's«, da sich fast in allen den durch WEISMANN's Mittheilung hervorgerufenen, dasselbe Thema behandelnden Schriften das Bestreben kundgibt, den Namen dieses Forschers entweder gänzlich tott zu schweigen oder doch in den Hintergrund zu drängen. Dagegen wird keine Gelegenheit versäumt, den Namen VON CHAUVIN ins hellste Licht zu stellen, so dass diejenigen, welche mit dem wahren Sachverhalt nicht vertraut sind, nothwendigerweise irre geleitet werden müssen. Ich will damit durchaus nicht sagen, dass sich Frln. VON CHAUVIN keine Verdienste erworben hätte. Im Gegentheil, ich erkenne ihre Hingebung an die Sache und ihre feine Beobachtungsgabe in vollstem Umfang an, glaube aber doch im Hinblick auf die geistige Autorschaft der betreffenden Arbeit den Freunden des Frln. VON CHAUVIN ein: *Fiat justitia!* zurufen zu dürfen.

einen sehr rudimentären Eindruck machen. Endlich wäre noch an den Schädel zu erinnern, von dem ich jüngst (Dieses Jahrbuch. Bd. III gezeigt habe, dass sich von ihm aus viel leichter Anschlüsse an die höheren Urodelen gewinnen lassen, als von dem Kopfskelet der übrigen Kiemenmolche.

Freiburg i. B., im Mai 1877.

---

## Zur Fortpflanzungsgeschichte des *Proteus anguinus*.

Von

**Dr. R. Wiedersheim,**

a. o. Professor und Prosector zu Freiburg i. B.

---

Im vergangenen Jahr erschien in der Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVI. III. ein Aufsatz von F. E. SCHULZE, worin es als ausgemachte Thatsache hingestellt wurde, dass der Olm zu den oviparen Amphibien zu stellen sei. Nach den den SCHULZE'schen Untersuchungen zu Grunde liegenden Anhaltspuncten konnte auch nicht mehr der leiseste Zweifel darüber existiren und ich selbst, der ich bis heute keine eigenen Erfahrungen darüber zu sammeln Gelegenheit hatte, nahm die Sache als feststehend an.

Die Wichtigkeit der Fortpflanzung des uns in seiner Entwicklung noch völlig dunkeln Ichthyoden veranlasst mich jedoch auf einen, wie es scheint, im Laufe der Jahre ganz in Vergessenheit gerathenen Aufsatz von MICHAELLES aufmerksam zu machen. Derselbe wurde in der Isis 1831 veröffentlicht und verdient, ganz abgesehen von seinem wissenschaftlichen Werth, schon seiner originellen Fassung wegen unser Interesse.

Nachdem sich der Verfasser über die Fundorte, die Lebensbedingungen, die Farbe und den Fang des Thieres ausführlich verbreitet hat, theilt er über den Gebär-Act desselben ein förmliches Protocoll mit, auf welches ich hier aufmerksam zu machen mir erlauben wollte.

Freiburg i. B., im Mai 1877.

---

# Notiz über das Vorkommen der Purkinje'schen Fäden.

Von

C. Gegenbaur.

Die bekanntlich von PURKINJE im Endocard der Wiederkäuer-  
Herzen entdeckten, nach diesem Autor benannten Fäden sind seitdem  
bei einer grossen Anzahl von Thieren nachgewiesen worden. Diese  
finden sich in KRAUSE's Handb. d. menschl. Anatomie III. Aufl.  
I. Bd. pag. 302 verzeichnet. Bei anderen sind jene Fäden vermisst  
worden. W. KRAUSE führt darunter den Menschen auf, indess sie  
einerseits auch beim Menschen, wenigstens in den ersten Lebens-  
monaten bestehend, angegeben werden (HENLE, Handb. der menschl.  
Anat. (Gefässlehre II. Auflage pag. 63). Von einem anderen Vor-  
kommen als im Endocard scheint nichts bekannt geworden zu sein.  
Deshalb dürfte eine Beobachtung bemerkenswerth sein, die das Vor-  
kommen der gleichen Bildungen auch im Innern des Myocards  
zum Gegenstande hat. Es betrifft das Herz eines 15jährigen Men-  
schen. Hier waren an mehreren Stellen der rechten Ventrikelwand  
zwischen den Querschnitten der Muskellamellen Reihen jener Zel-  
len zu sehen, welche die Grundlage der PURKINJE'schen Fäden bilden.  
Umgeben erschienen sie von derselben dünnen Schicht quergestreifter  
Fäden, die von den Strängen im Endocard bekannt ist. Ich enthebe  
mich einer ausführlichen Beschreibung, wenn ich den ganzen Befund  
mit dem im Wiederkäuerherzen mir längst wohlbekannten Endocard-  
gebilden als gleichartig anführe. An einigen Stellen bildeten diese Zel-  
len zwei ja drei Reihen, an anderen war nur eine Reihe vorhanden,  
jedesmal sehr auffällig von den benachbarten Durchschnittsbildern  
der Muskeln hervortretend. Auch in der Axe eines Fleischbalkens  
desselben Ventrikels wurden sie beobachtet.

Das Vorkommen dieser Gebilde im Myocard hat nichts fremdliches, wenn man sie als in eigenthümlicher Richtung entwickelte Elemente des Herzmuskels ansieht, wie das ja die verbreitete Auffassung ist. Nur möchte ich sie nicht einfach als »in ihrer Entwicklung aufgehaltene Muskelzellen« gelten lassen. (RANVIER, technisches Lehrbuch der Histologie. Deutsche Uebersetzung pag. 504.) Das eigenthümliche ist an ihnen nicht blos die geringere Entfaltung der den Zellkörper umkleidenden in Faserzügen angeordneten contractilen Substanz, sondern vielmehr die Vergrößerung des Zellkörpers selbst. Dadurch wird eben der Mantel contractiler Substanz, der an den Myocardzellen das Protoplasma sammt dem Kern umgibt, und bei allmäliger Verminderung des Protoplasma den bei weitem grössten Theil des Volums der Muskelzelle bildet, aneinandergedrängt, zu einer dünnen, hin und wieder durch breite Lücken unterbrochenen Schicht. Wenn man den einer Zelle eines PURKINJE'schen Fadens zukommenden Antheil von Muskelsubstanz mit dem Volum einer ausgebildeten Myocardzelle vergleicht, so erscheint ersterer nicht sehr viel geringer. Dagegen ist das sonst im Innern einer normalen Myocardzelle reducirte Protoplasma hier durch sein bedeutendes Volum das Auffallende an den in Rede stehenden Gebilden. Anstatt mit Differenzirung einer contractilen peripherischen Schicht eine Abnahme zu zeigen, ist eine Vermehrung der indifferenten Zellschubstanz, und damit auch eine Vergrößerung des Kerns erfolgt, und das ist für den Gesamtbefund jener Gebilde keineswegs völlig untergeordnet.



Fig. 1

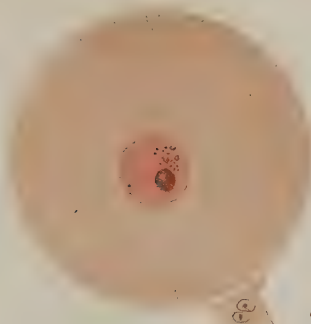


Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.

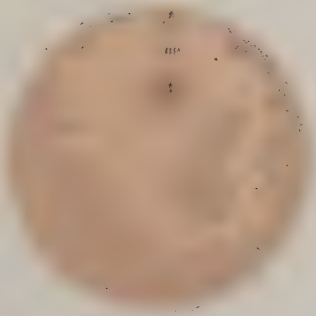


Fig. 6.





Fig. 1.

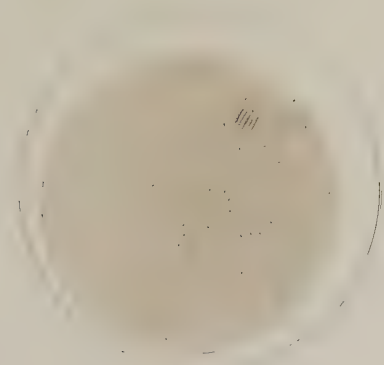


Fig. 2.



Fig. 3.

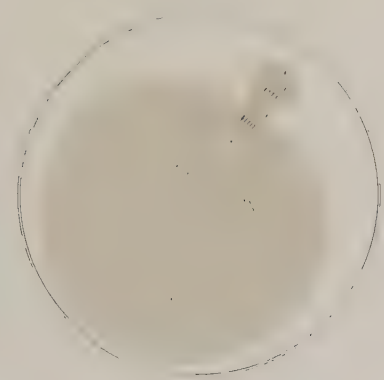


Fig. 4.

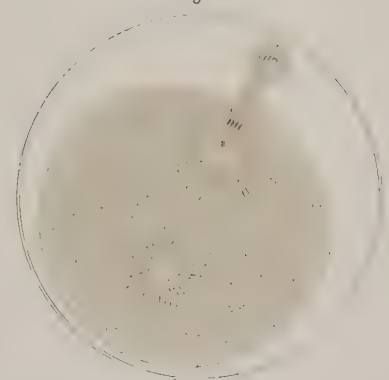


Fig. 5.



Fig. 6.

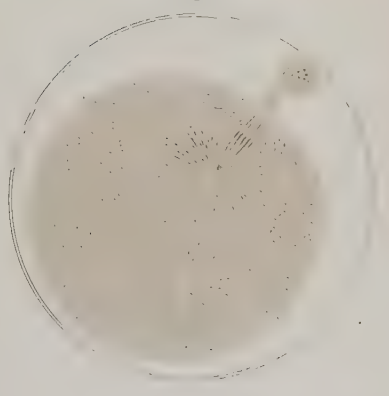






Fig. 1.

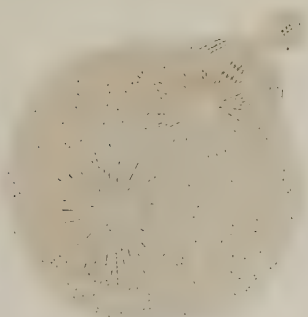


Fig. 2.

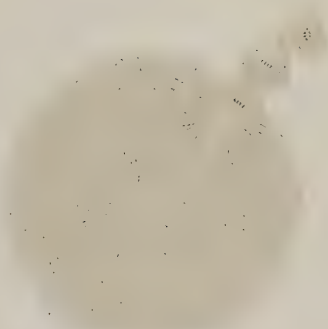


Fig. 3.

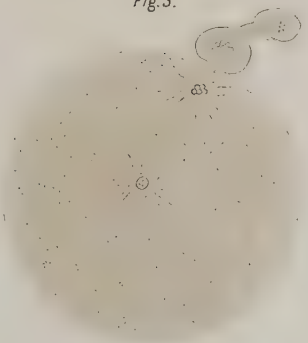


Fig. 4.



Fig. 5.

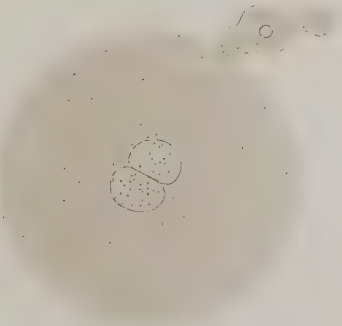
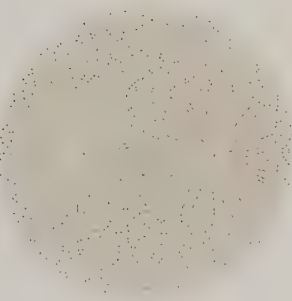


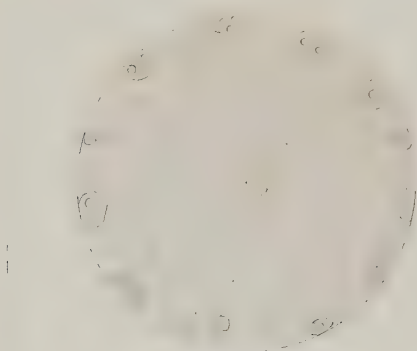
Fig. 6.



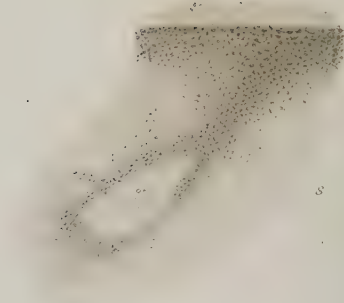




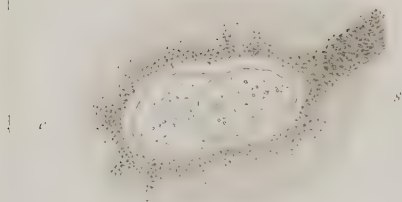
*Fig. 1.*



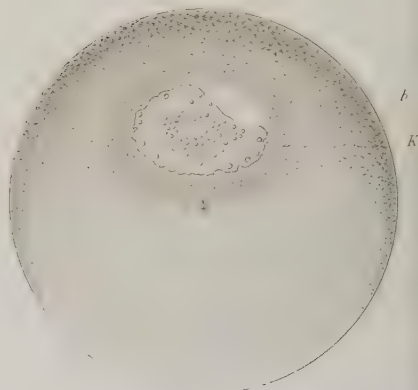
*Fig. 2.*



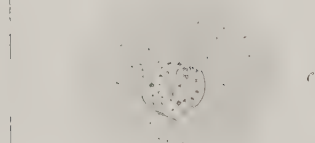
*Fig. 5.*



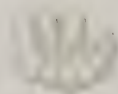
*Fig. 6.*



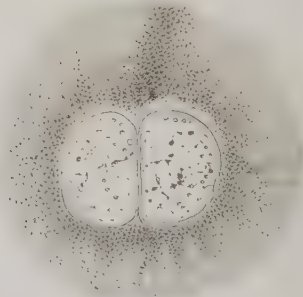
*Fig. 9.*



*Fig. 10.*



*Fig. 11.*



*Fig. 14.*





Fig. 3.

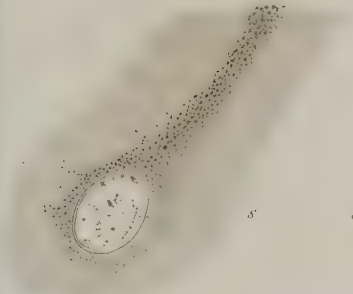


Fig. 4.

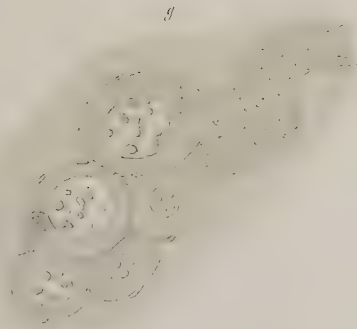


Fig. 7.

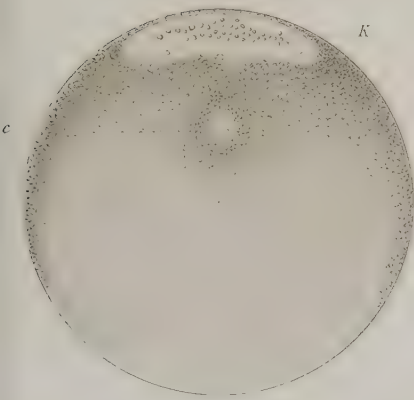


Fig. 8.

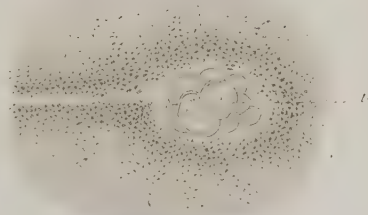


Fig. 13.



Fig. 12.

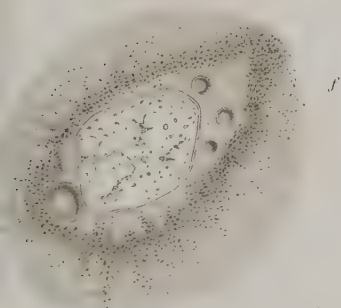






Fig. 1.

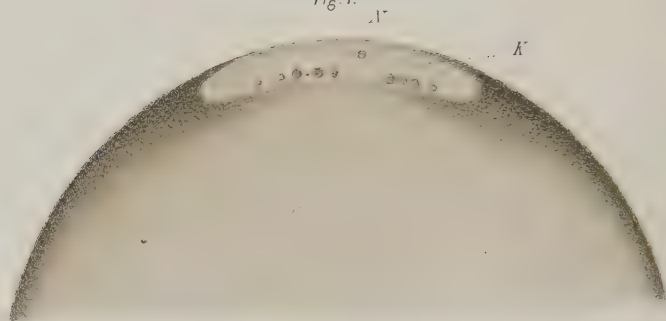


Fig. 3.

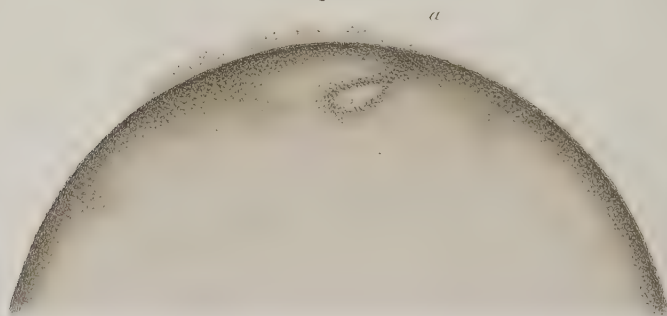


Fig. 5.

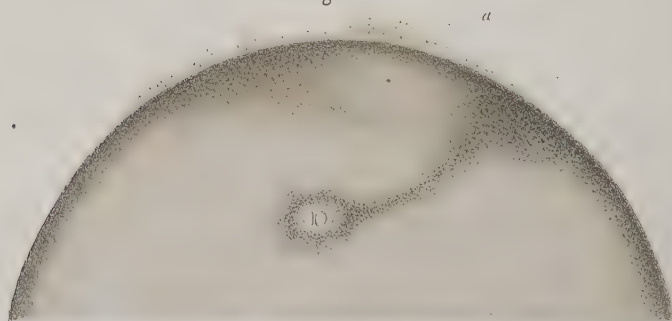




Fig. 2.

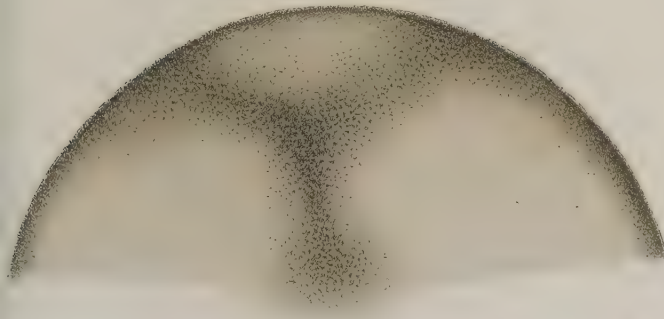


Fig. 4.

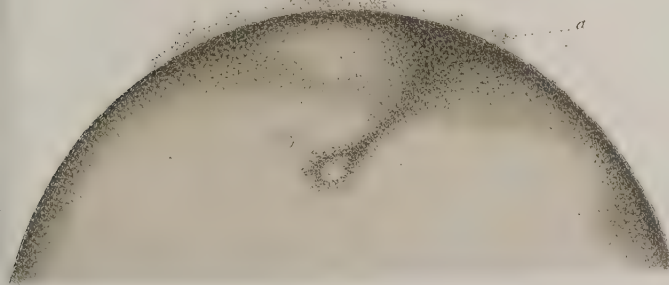


Fig. 6.







Fig. 1.

$\frac{30}{1}$

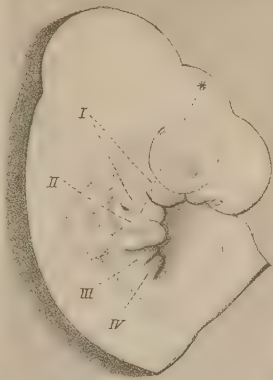


Fig. 2.

$\frac{10}{1}$

Fig. 3.

$\frac{10}{1}$

Fig. 4.

$\frac{10}{1}$

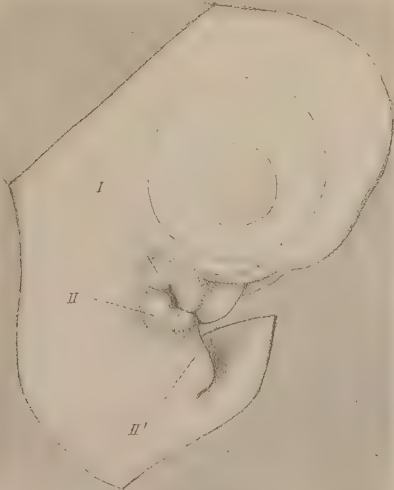


Fig. 5.

$\frac{10}{1}$

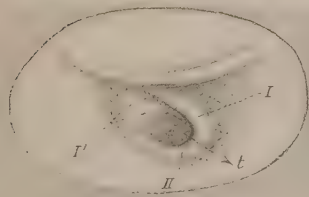


Fig. 6.

$\frac{10}{1}$

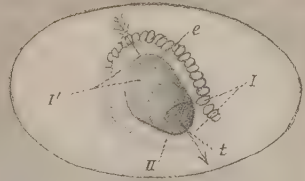


Fig. 7.

$\frac{10}{1}$





Fig. 8.

$\frac{20}{1}$

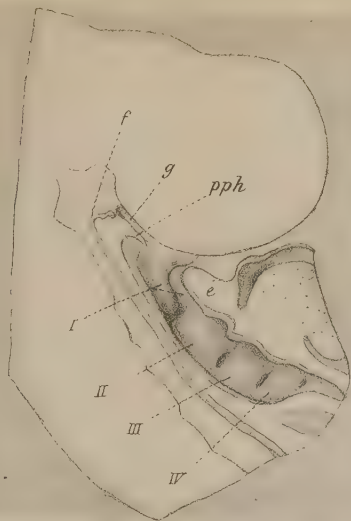


Fig. 10.

$\frac{10}{1}$



Fig. 9.

$\frac{10}{1}$

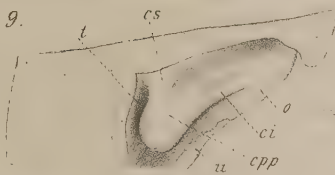


Fig. 14.



Fig. 15.



Fig. 16.



Fig. 17.



Fig. 18.



Fig. 19.

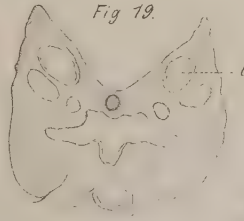


Fig. 20.

$\frac{22}{1}$

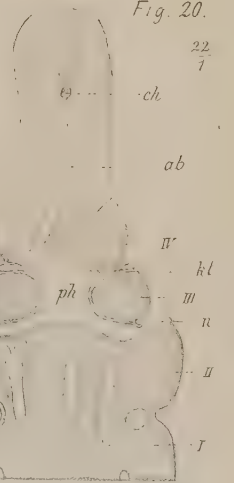


Fig. 11.

$\frac{22}{1}$



Fig. 12.



Fig. 13.

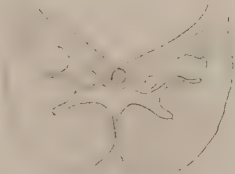


Fig. 21.

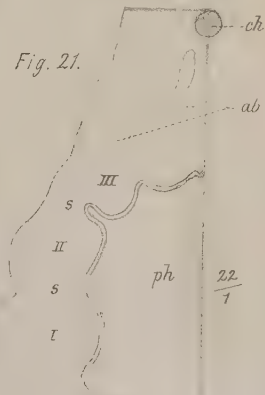




Fig. 22.  $\frac{22}{1}$



Fig. 25.  $\frac{22}{1}$



Fig. 26.  $\frac{10}{1}$



Fig. 23.  $\frac{22}{1}$

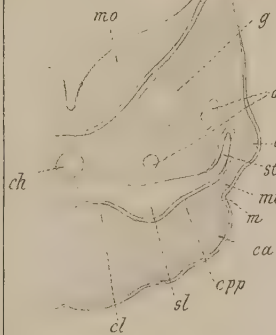


Fig. 28.  $\frac{10}{1}$

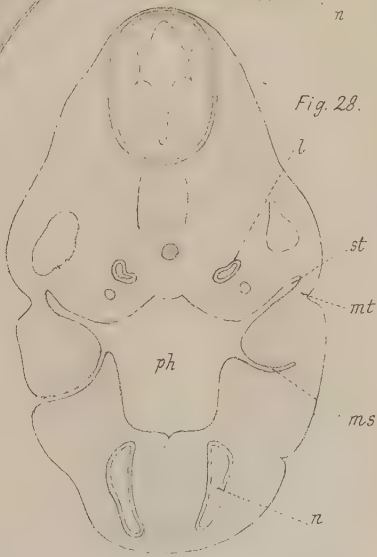


Fig. 24.  $\frac{22}{1}$

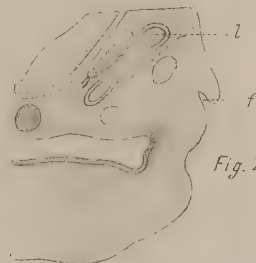


Fig. 27.  $\frac{22}{1}$

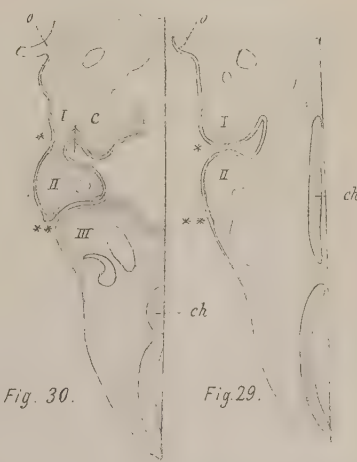
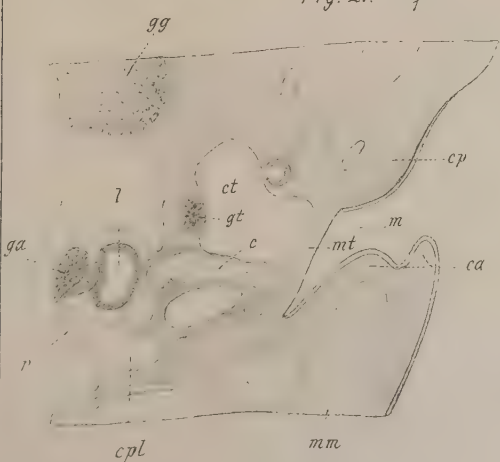


Fig. 30.

Fig. 29.





Fig. 32.  $\frac{90}{1}$



Fig. 34.  $\frac{90}{1}$

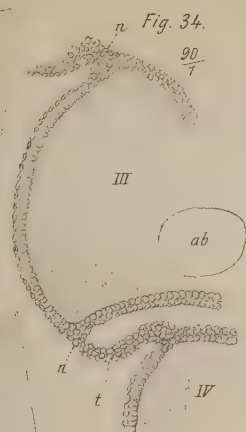


Fig. 33.

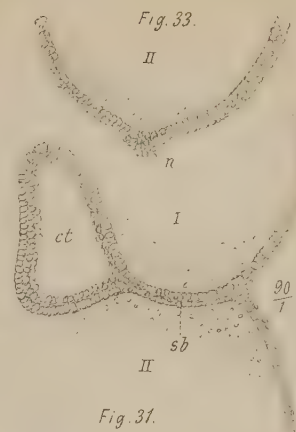


Fig. 31.

Fig. 35.  $\frac{200}{1}$

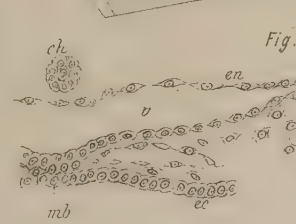


Fig. 36.  $\frac{200}{1}$



Fig. 37.  $\frac{300}{1}$

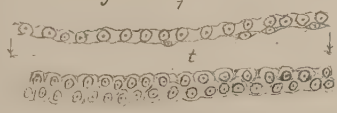


Fig. 38.  $\frac{300}{1}$

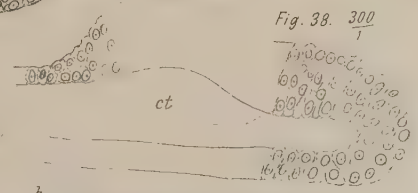


Fig. 43.  $\frac{300}{1}$

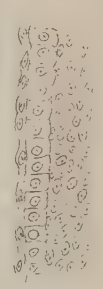


Fig. 39.  $\frac{300}{1}$

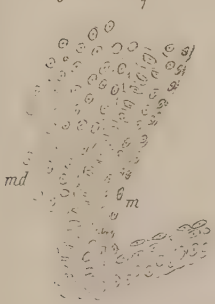


Fig. 40.

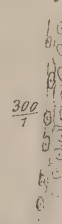


Fig. 42.  $\frac{300}{1}$

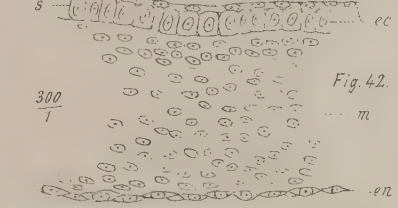


Fig. 41.

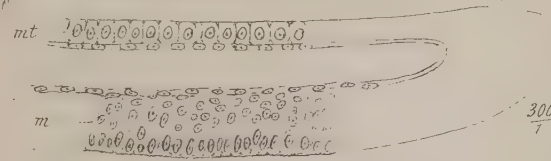


Fig. 44.  $\frac{300}{1}$



Fig. 45.  $\frac{300}{1}$

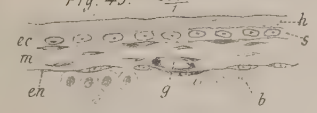
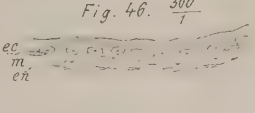


Fig. 46.  $\frac{300}{1}$











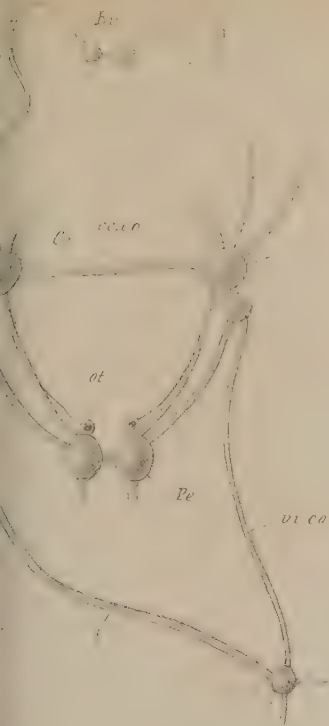


Fig. 4.

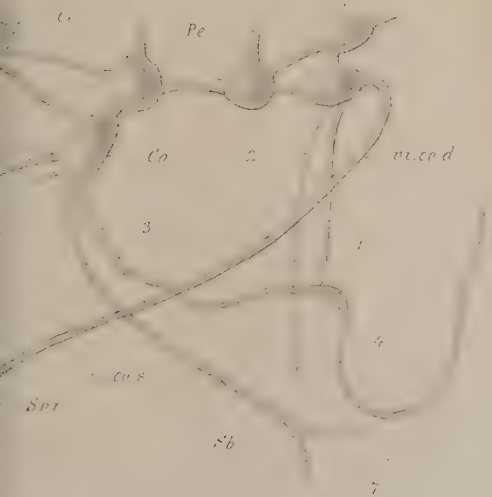


Fig. 5a.



Fig. 5b.

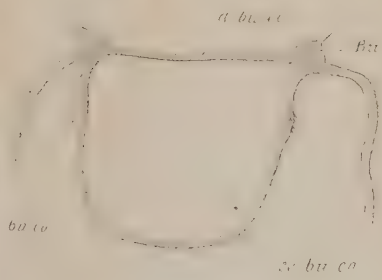


Fig. 1.











Fig. 1

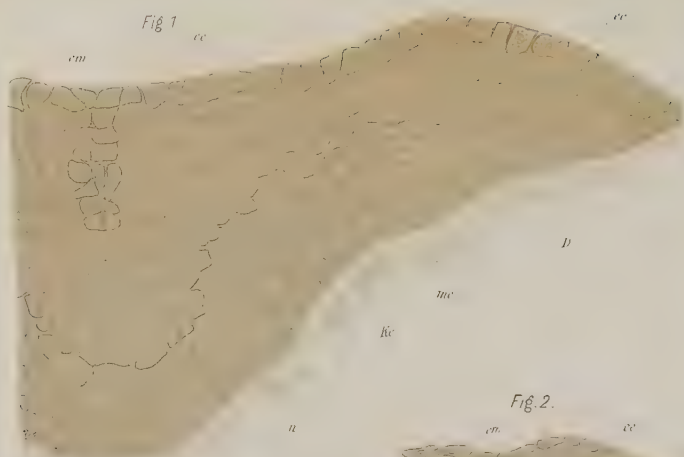


Fig. 2.



Fig. 4.

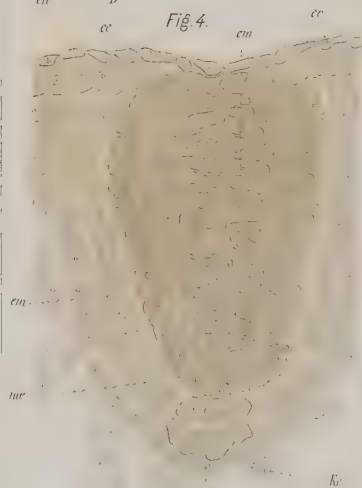


Fig. 7.

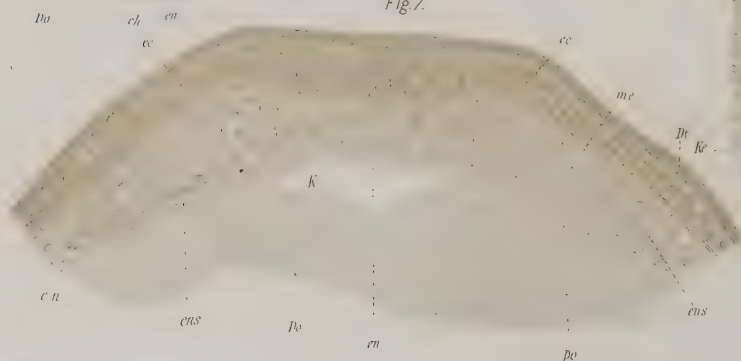
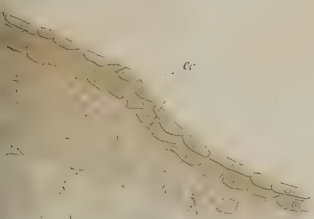


Fig. 3.



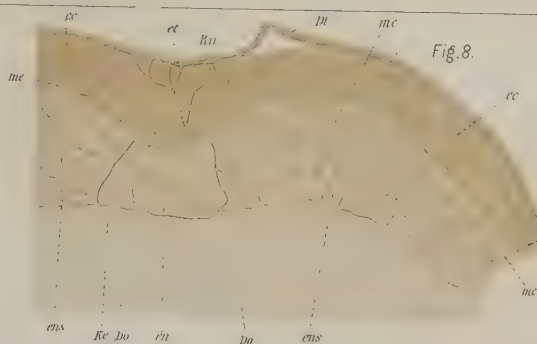
Do Kc me en  
me

Fig. 6.



ch en  
L  
ce  
me  
fl  
ke  
me  
en  
Da  
ch  
Fig. 12.  
ce et md  
Lr  
ce  
Dt  
en  
bo  
cus  
Kc  
ch  
cus

Fig. 8.



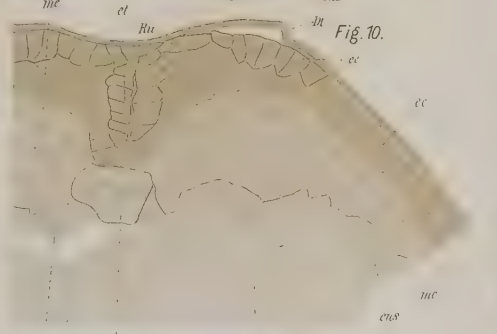
cus Kc bo ch Do  
ce et  
me

Fig. 9.



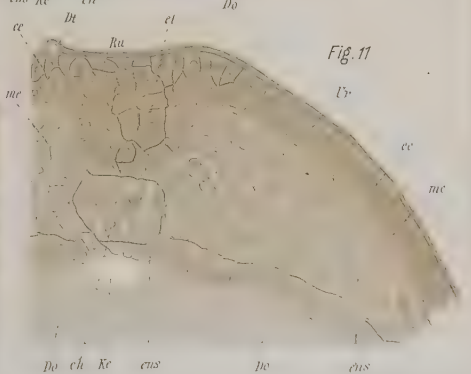
Kc me en et bo cus  
me Ru Dt

Fig. 10.



cus Kc ch et bo  
ce Dt Ru

Fig. 11.



cus Kc ch et bo  
ce Dt Ru





Fig. 13.



Fig. 14.

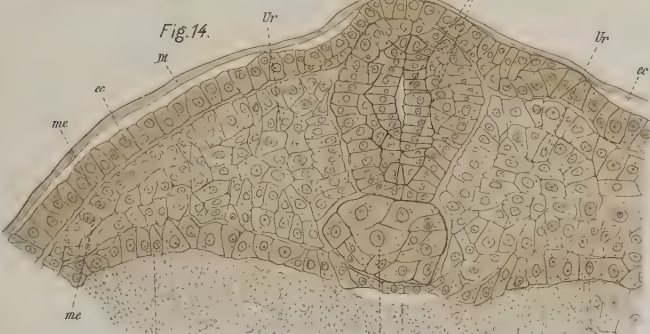


Fig. 16.

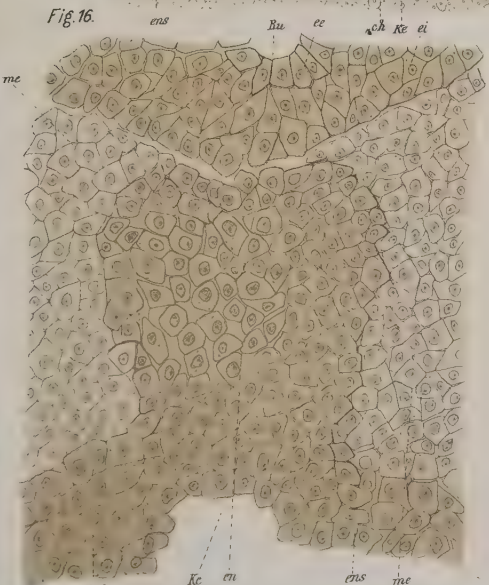


Fig. 21a



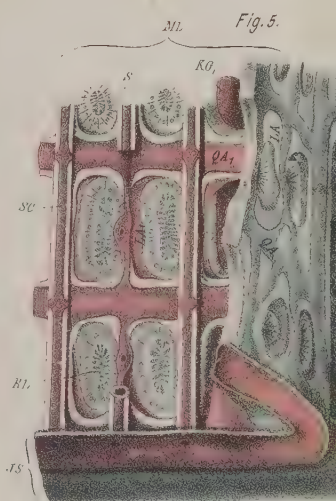
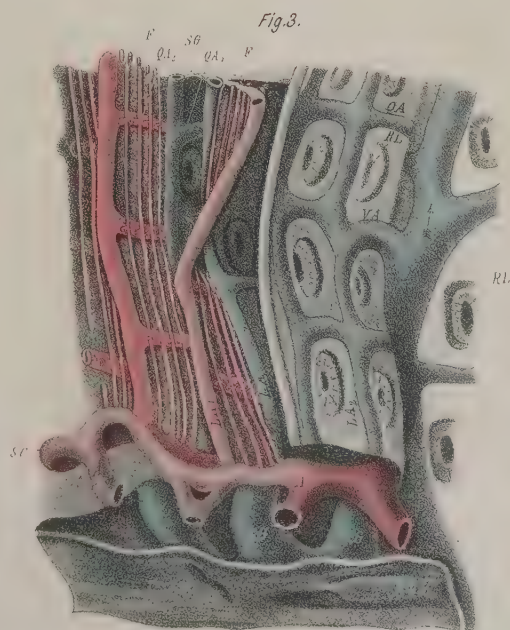
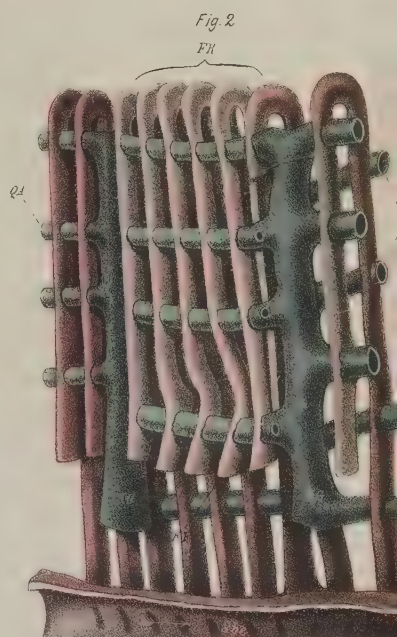
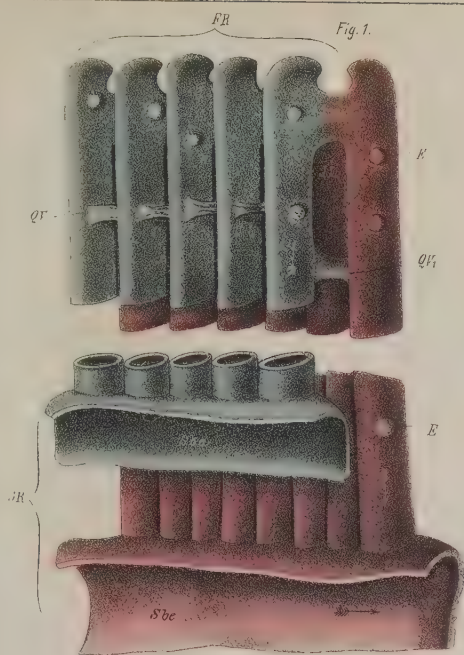
Fig. 21b

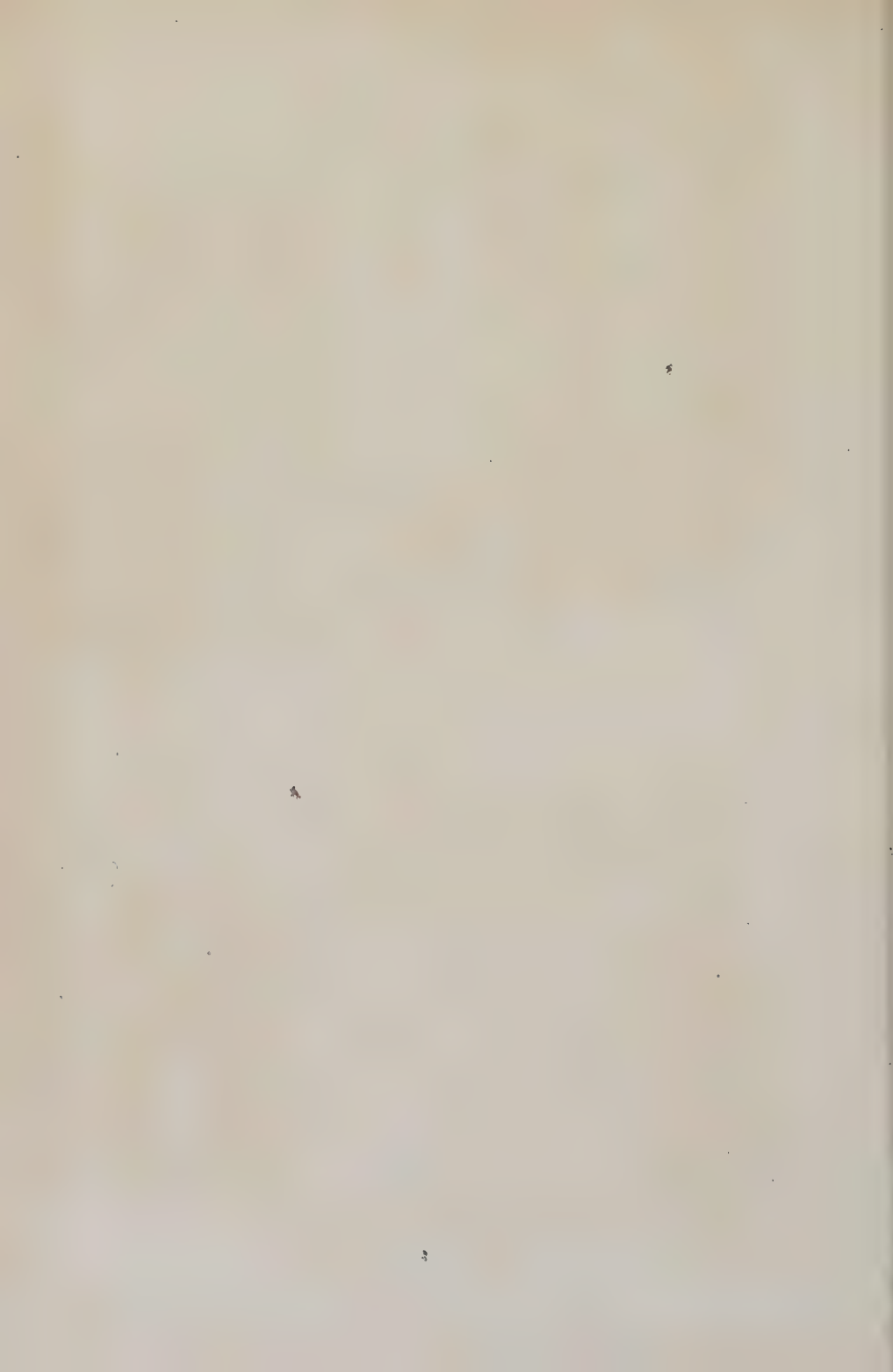


Fig. 17.

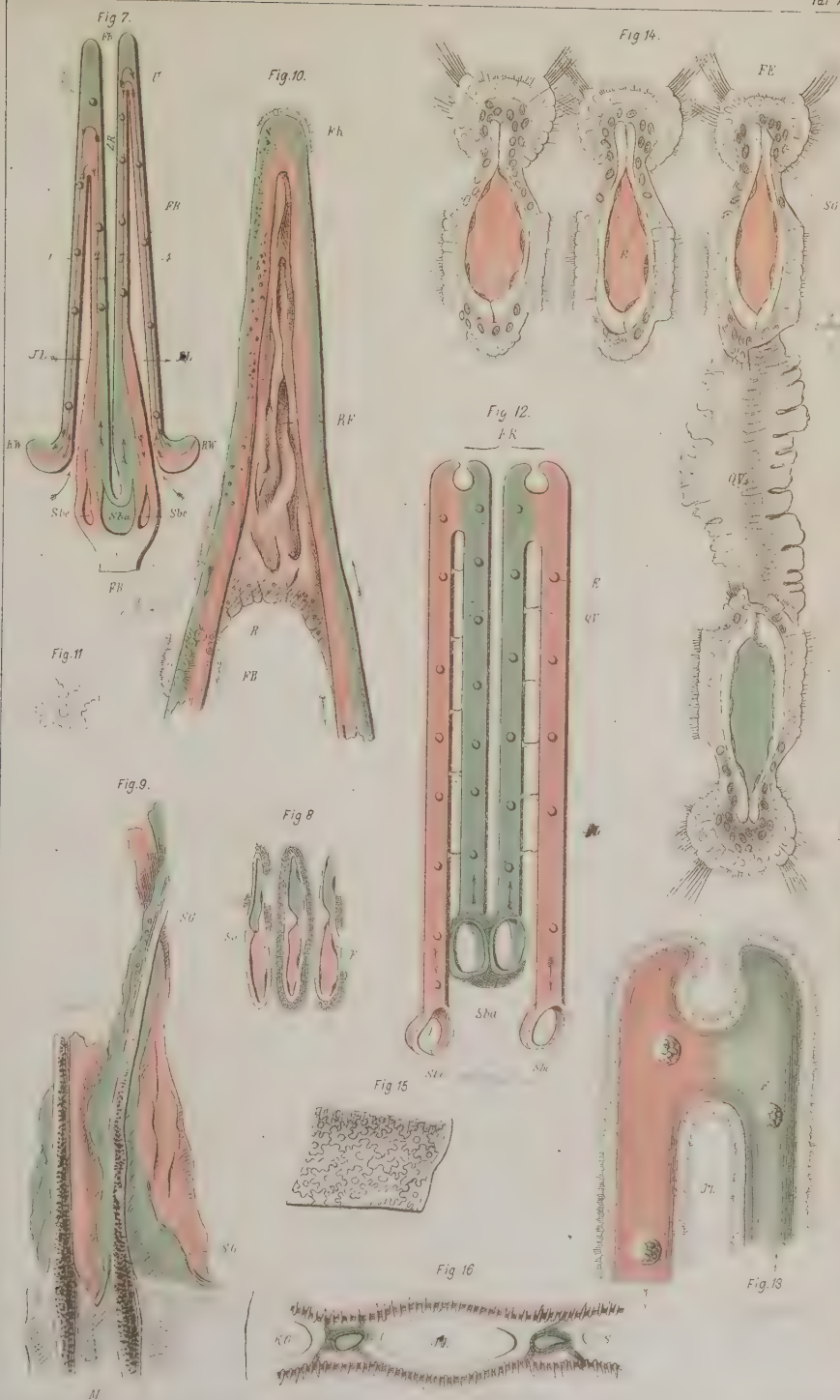












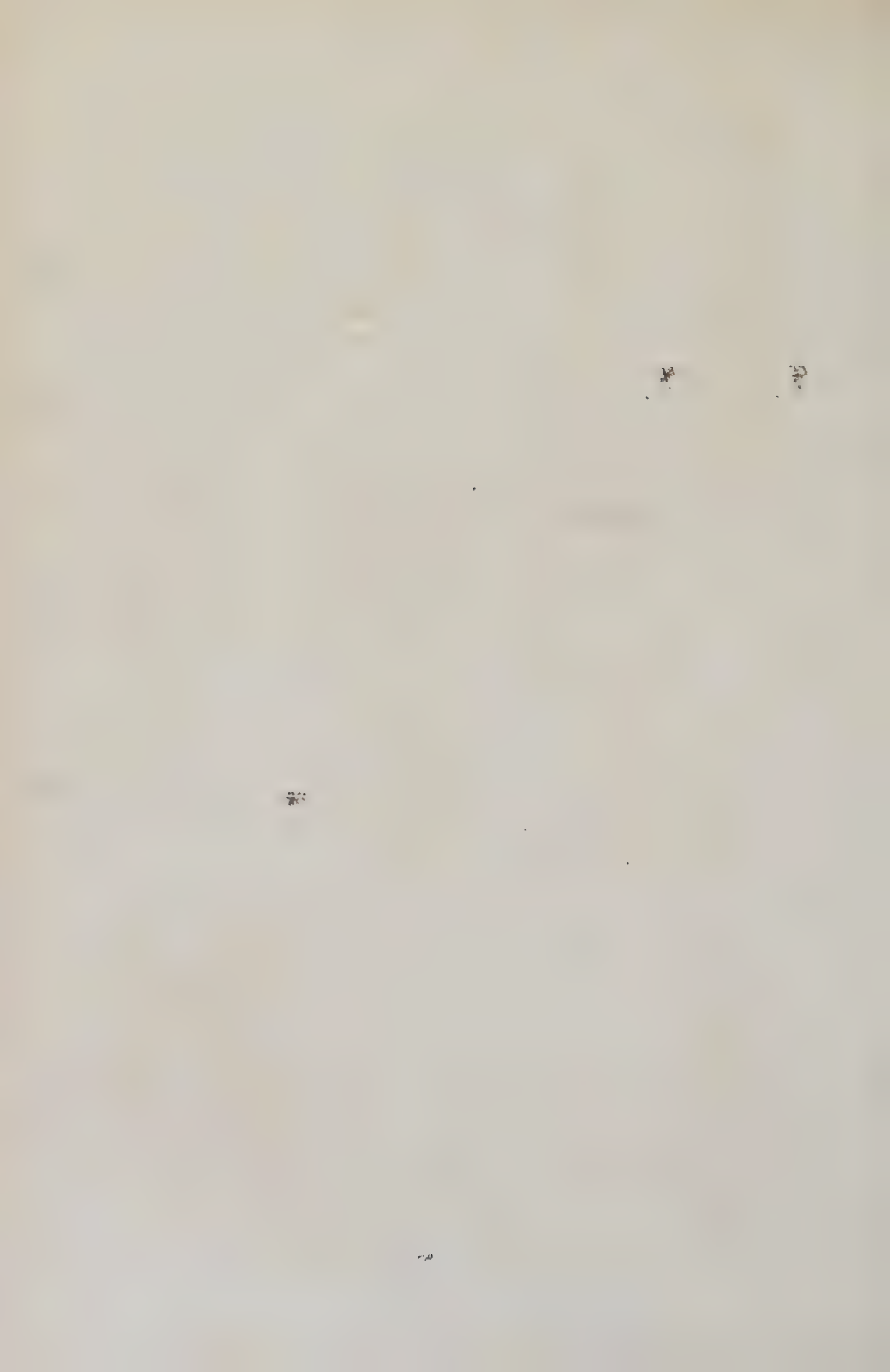


Fig. 19.



Fig. 23.

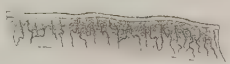


Fig. 21.

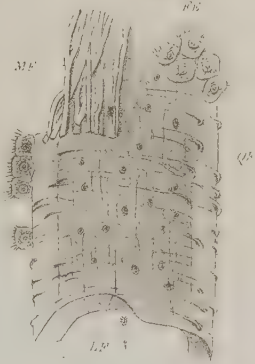


Fig. 24.

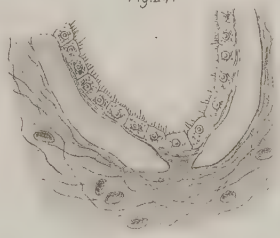


Fig. 25.



Fig. 26.

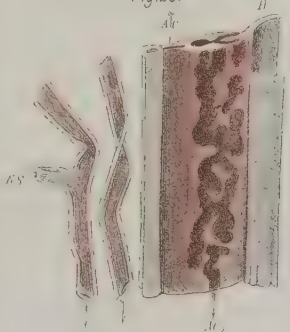


Fig. 17.

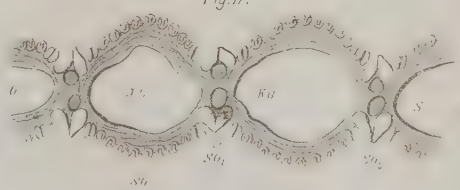


Fig. 18.

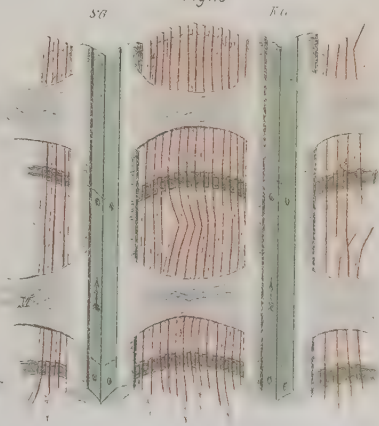


Fig. 22.

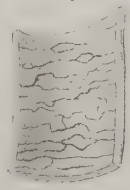


Fig. 20.







Fig. 1.

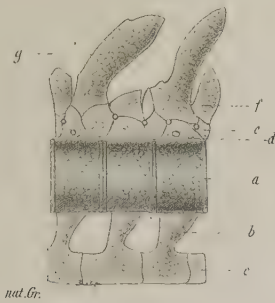


Fig. 5.

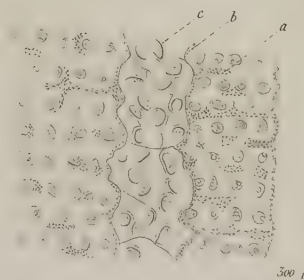


Fig. 2.



Fig. 4.

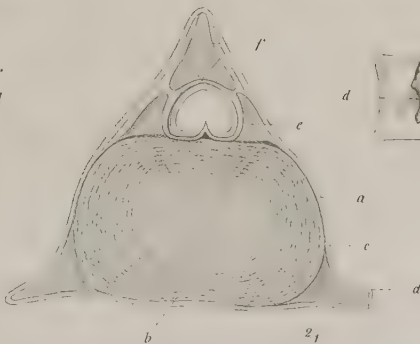


Fig. 7.



Fig. 3.

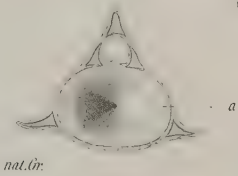


Fig. 11.



Fig. 9.

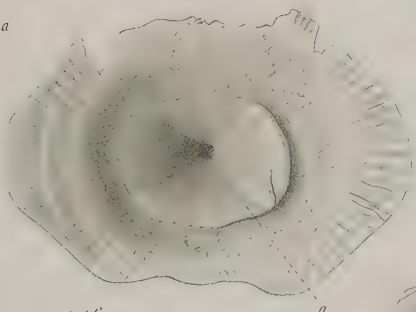


Fig. 8.

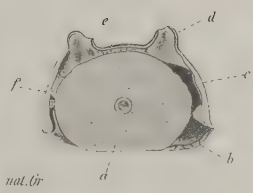


Fig. 6.

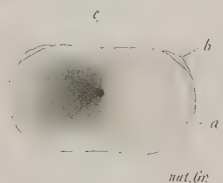


Fig. 10.

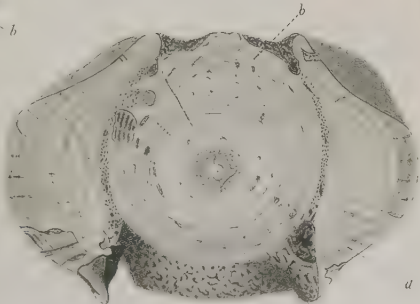




Fig. 13.

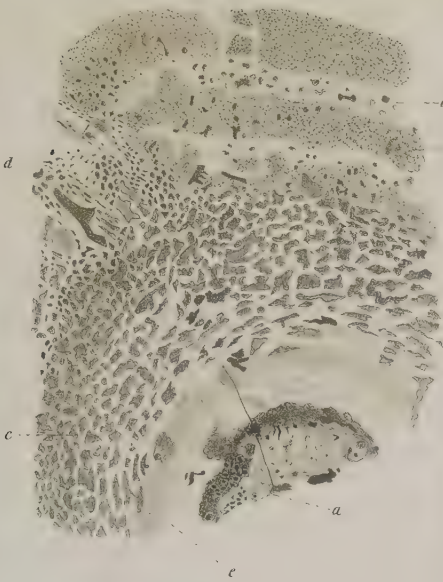


Fig. 15.



Fig. 17.



Fig. 12.



Fig. 21.

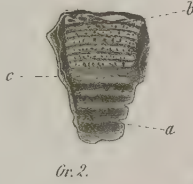


Fig. 19.

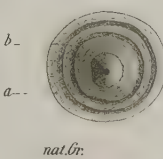


Fig. 14.



Fig. 16.

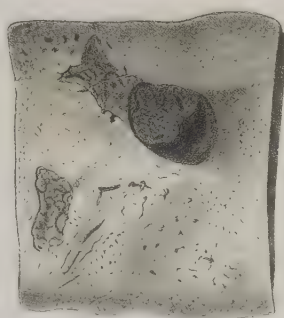


Fig. 18.

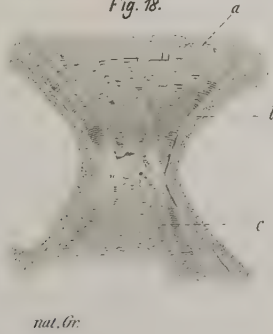
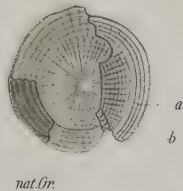


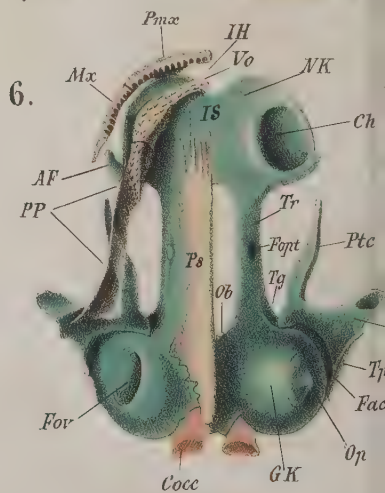
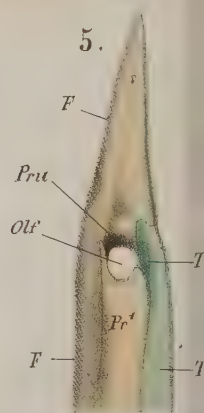
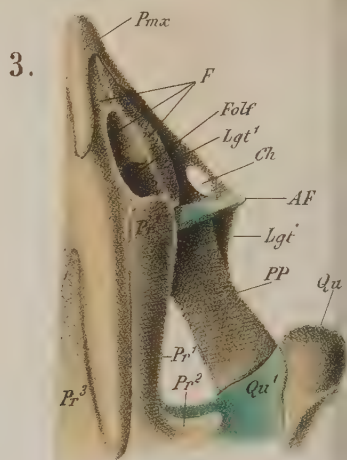
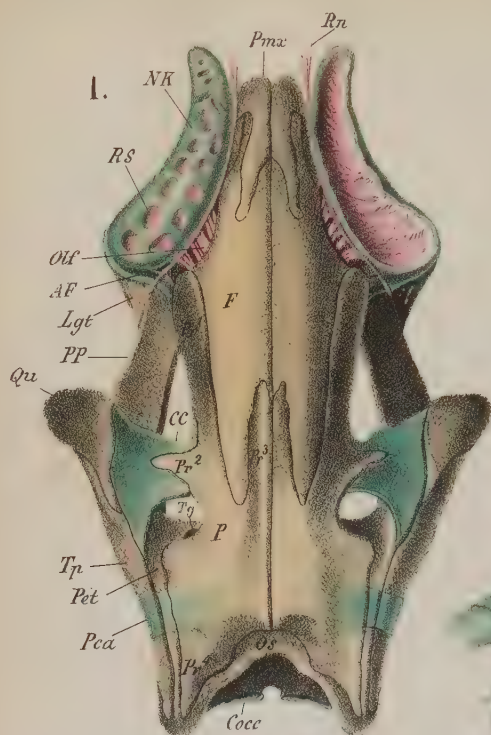
Fig. 20.

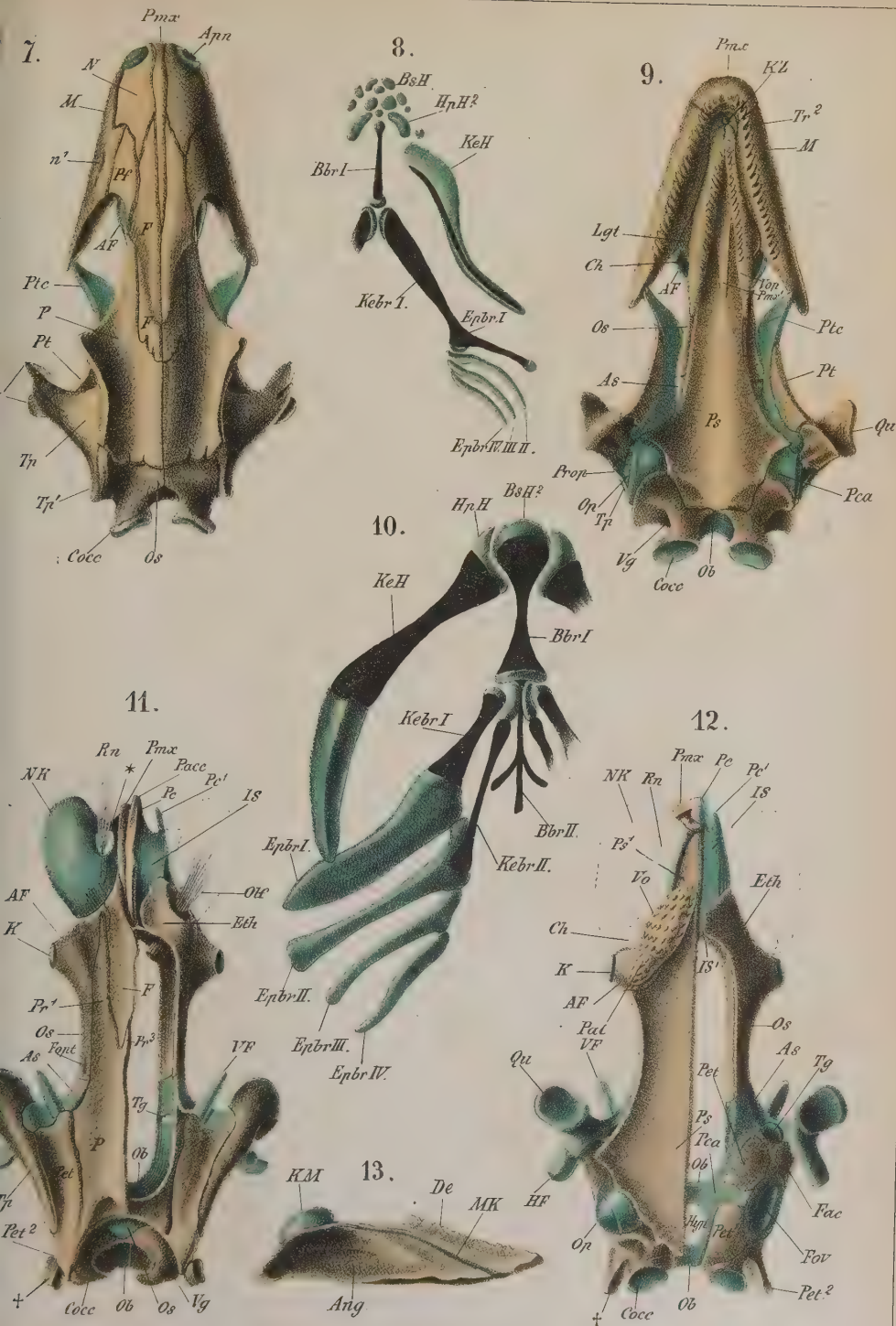








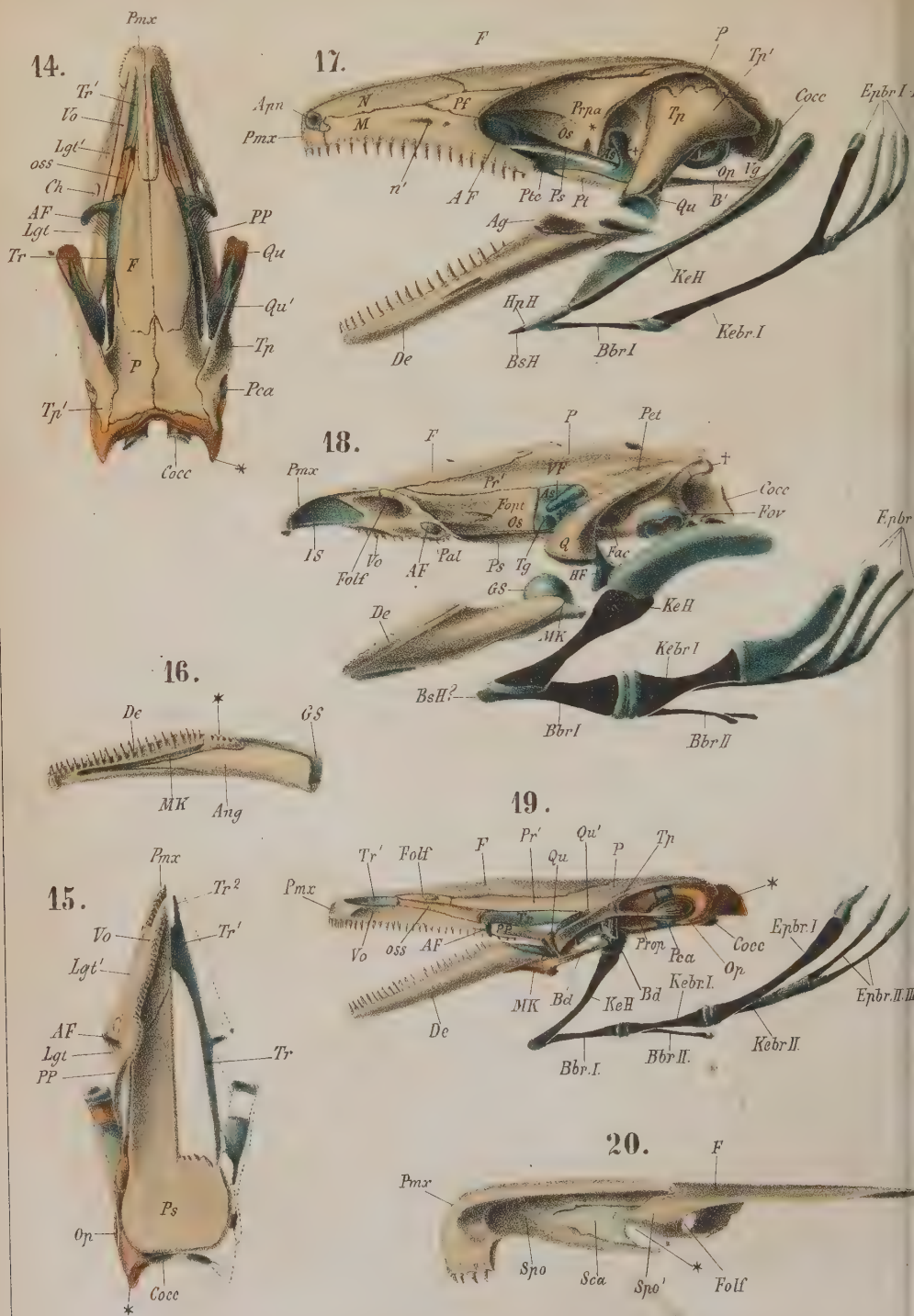


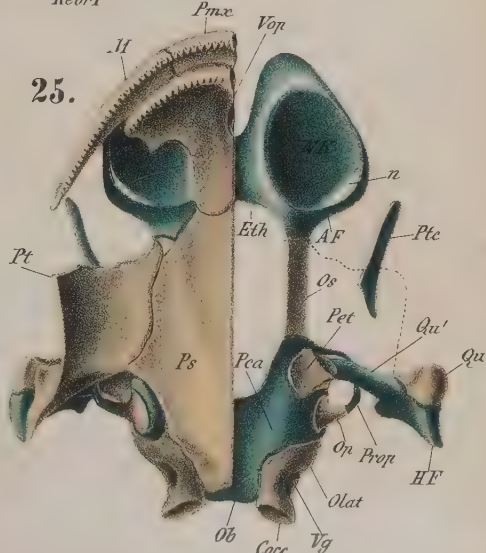
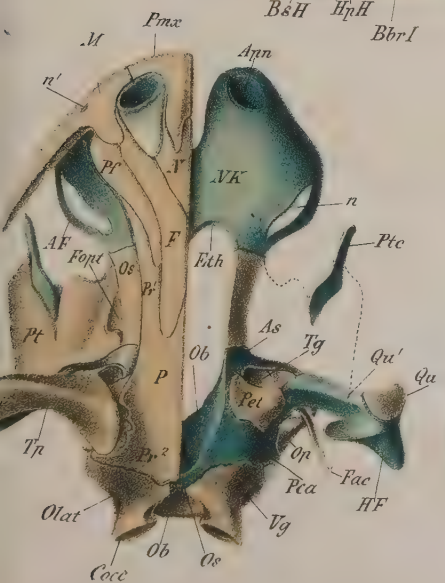
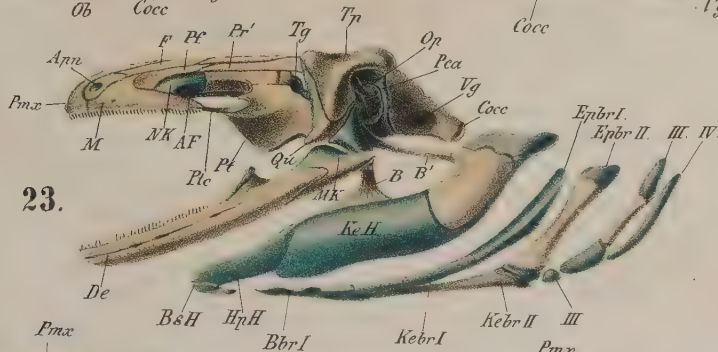
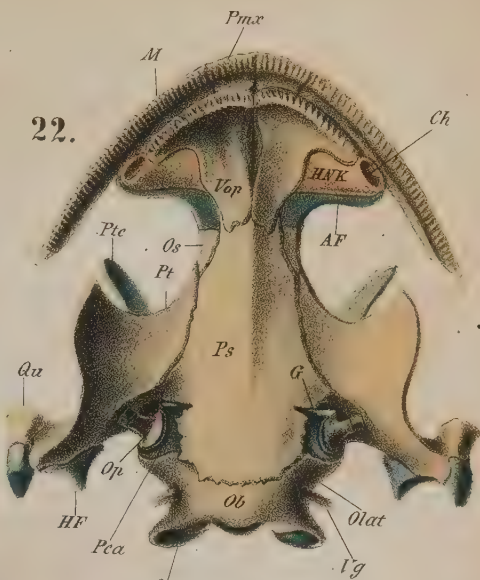
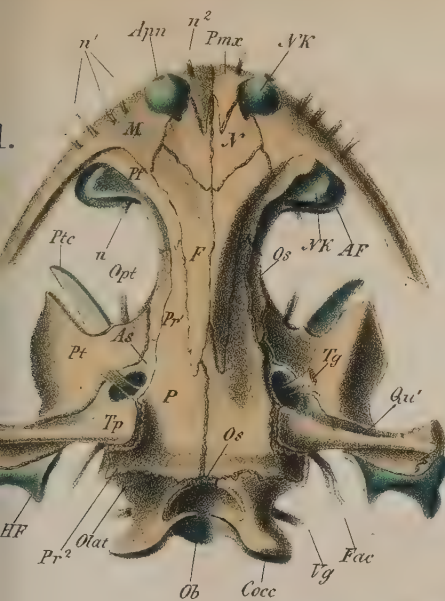








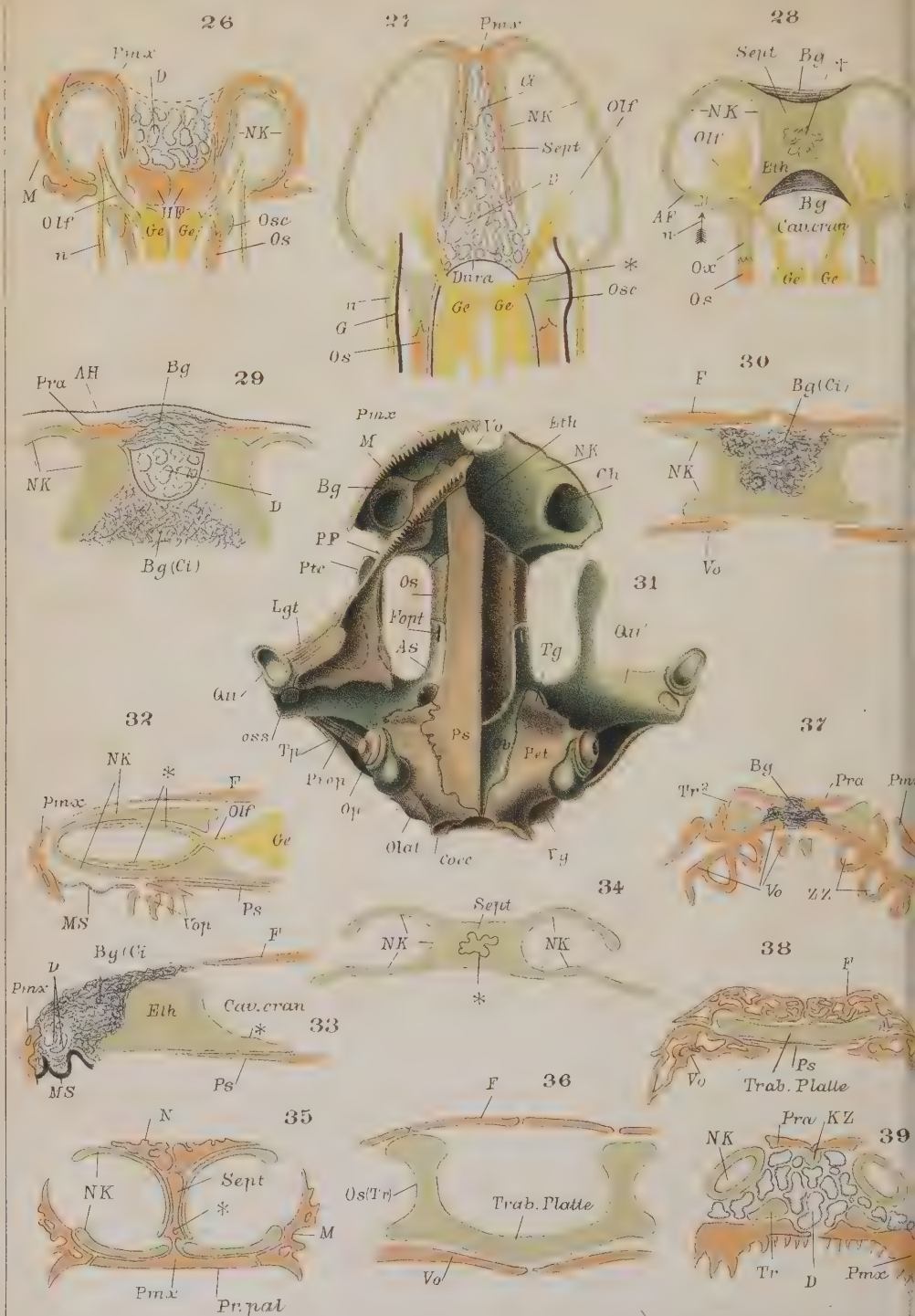








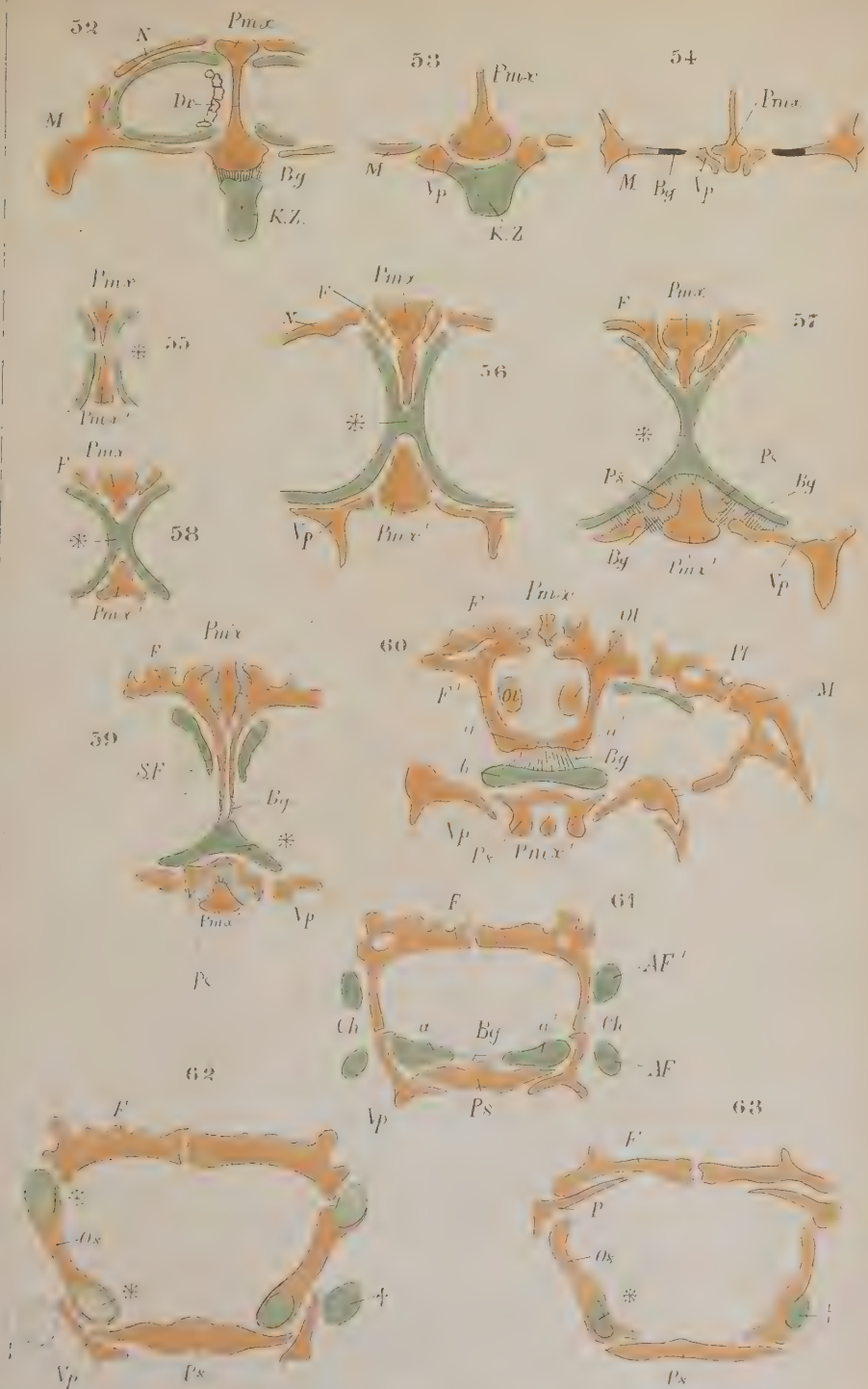






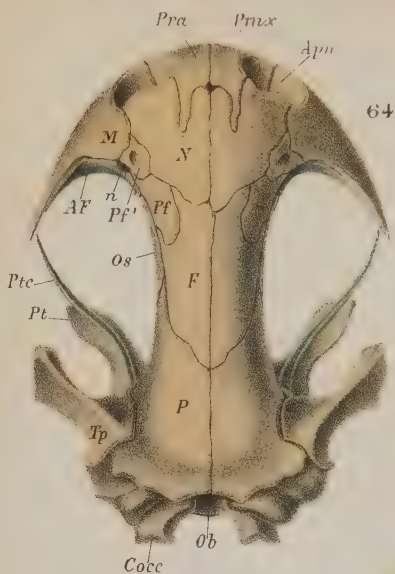




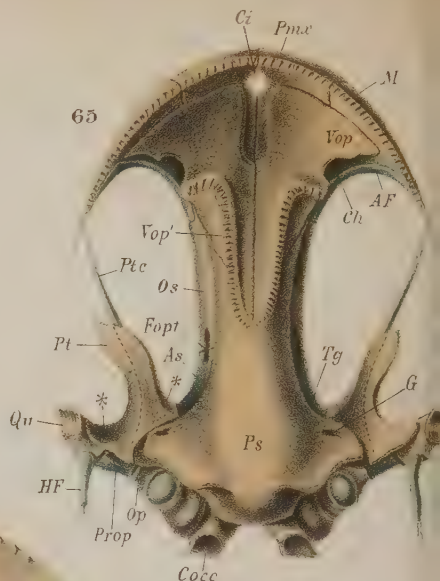




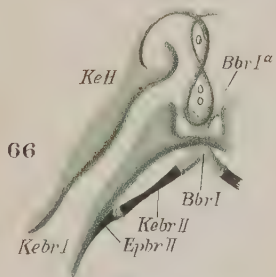




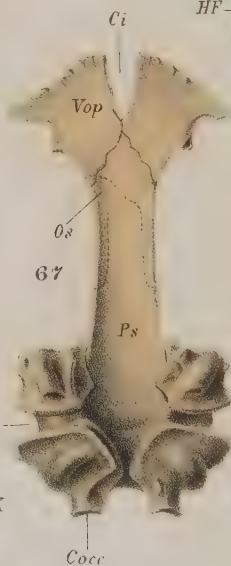
64



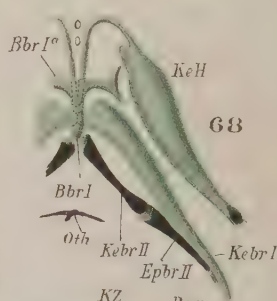
65



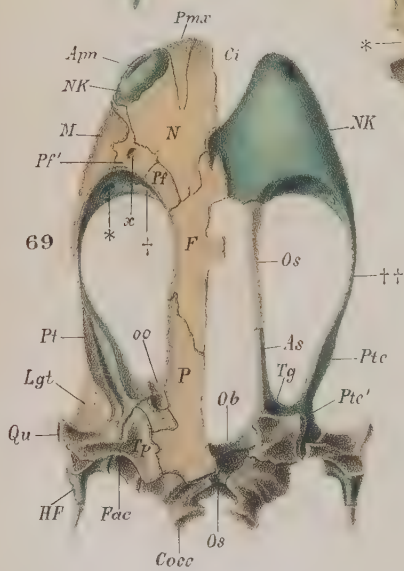
66



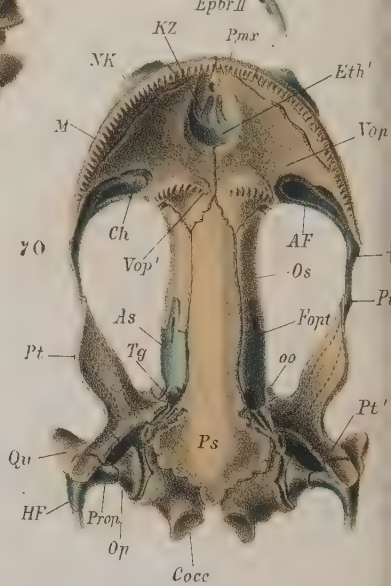
67



68

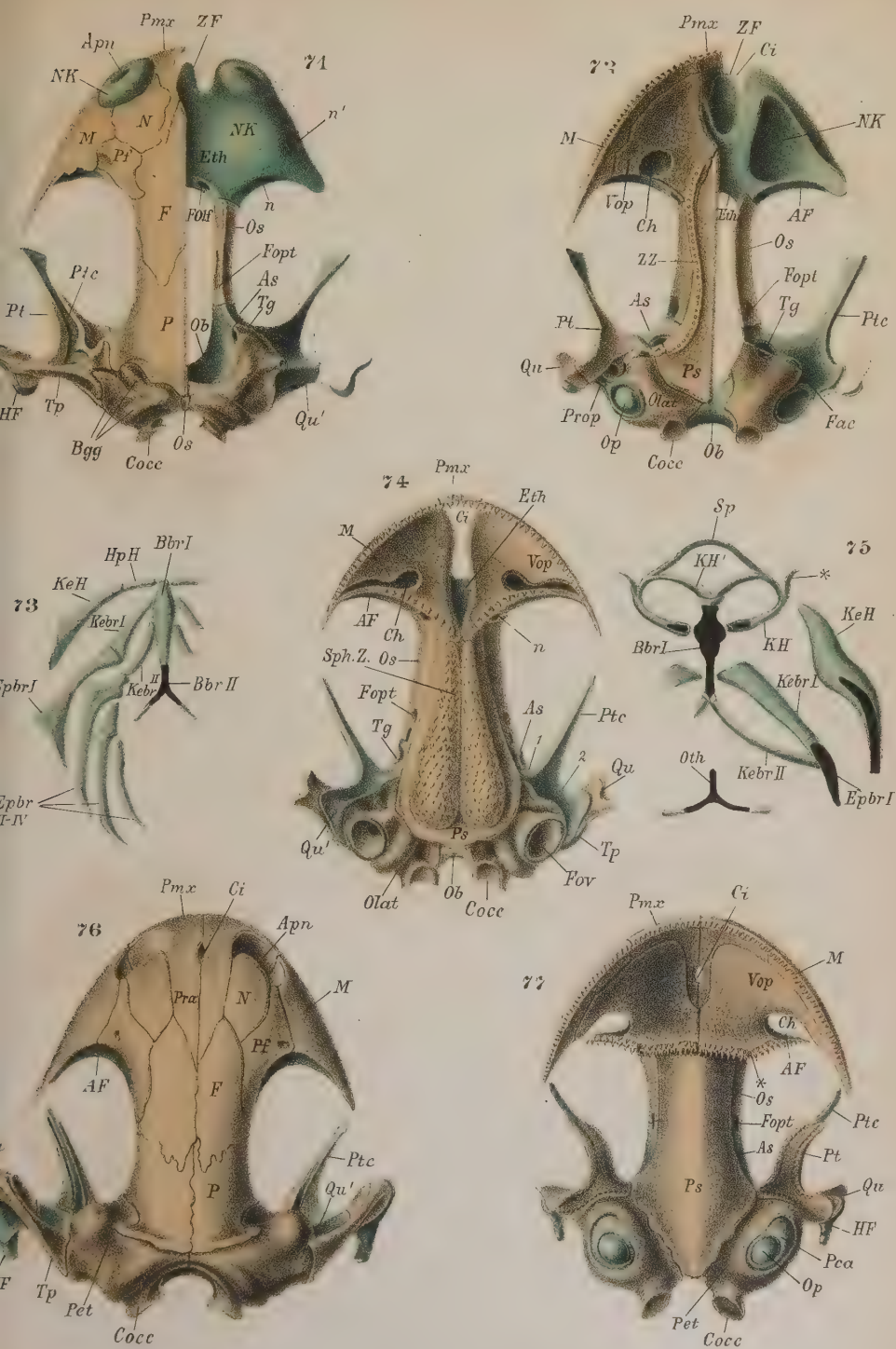


69



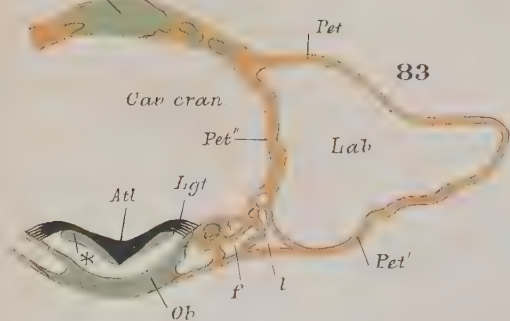
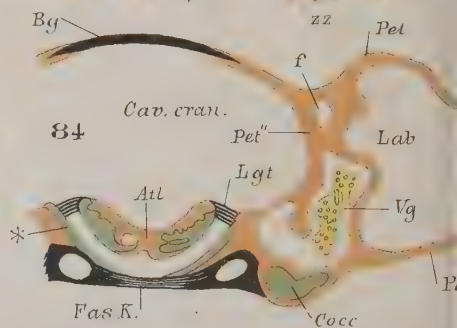
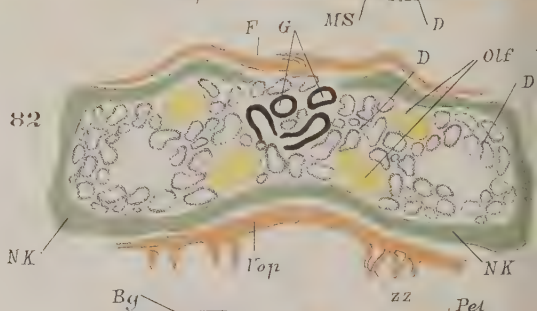
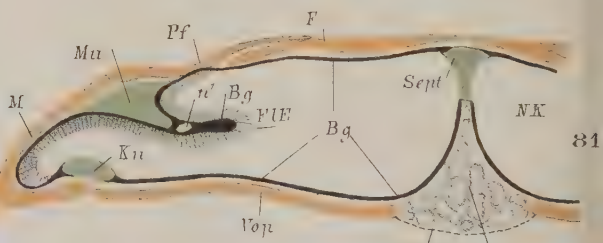
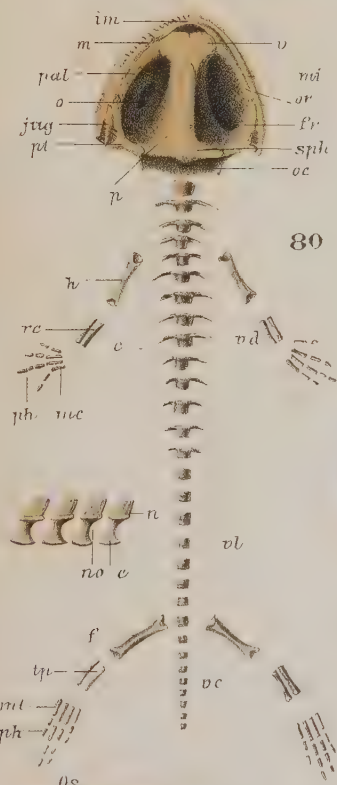
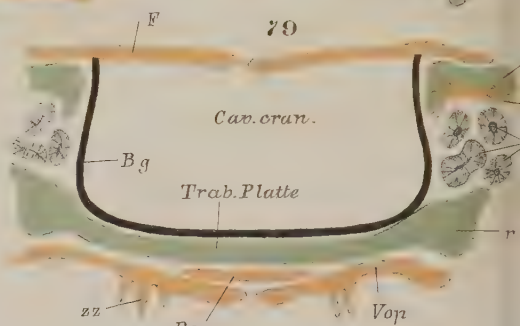
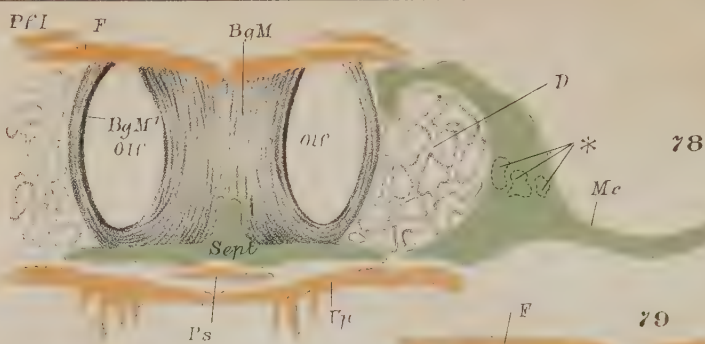
70



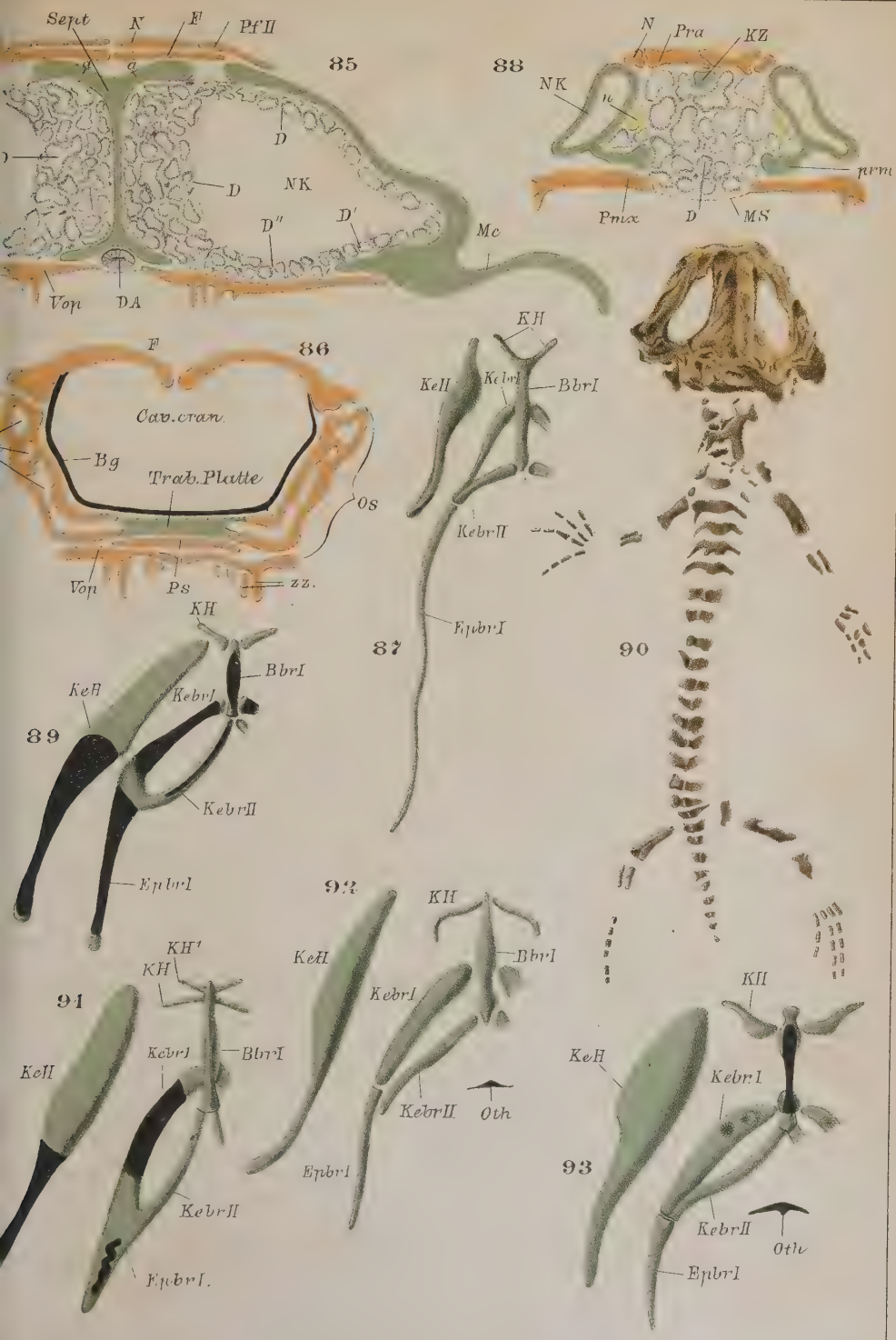






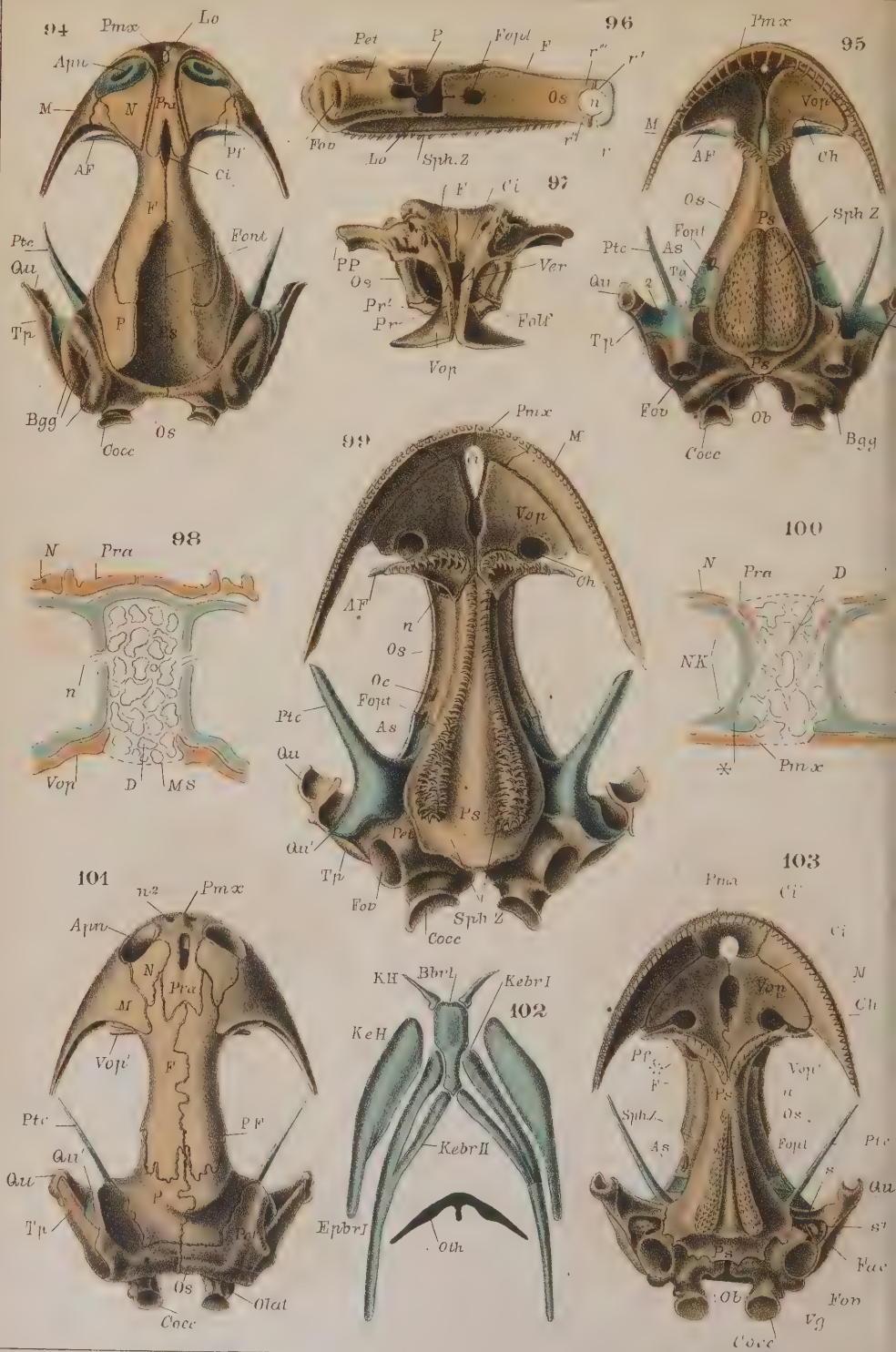




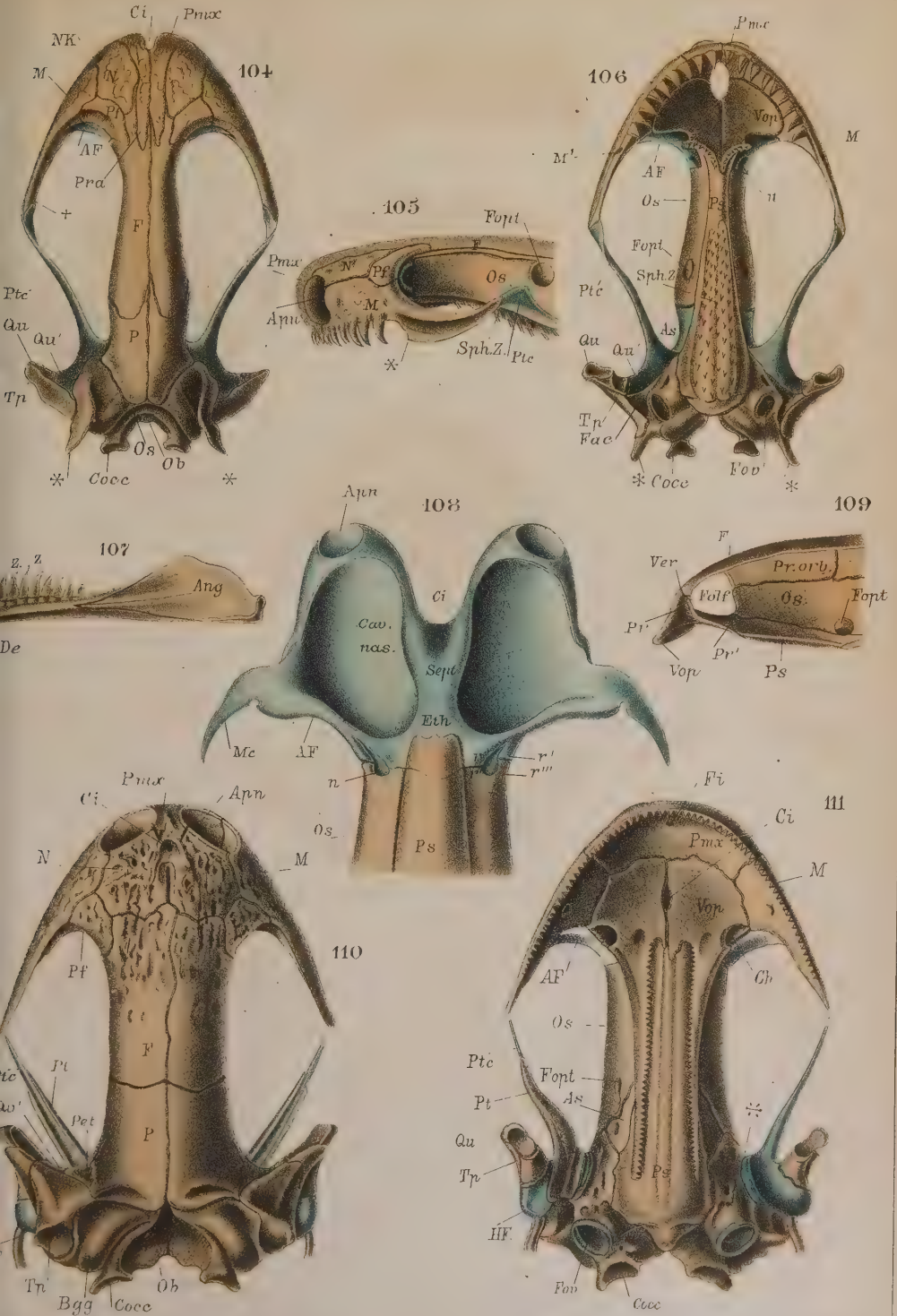






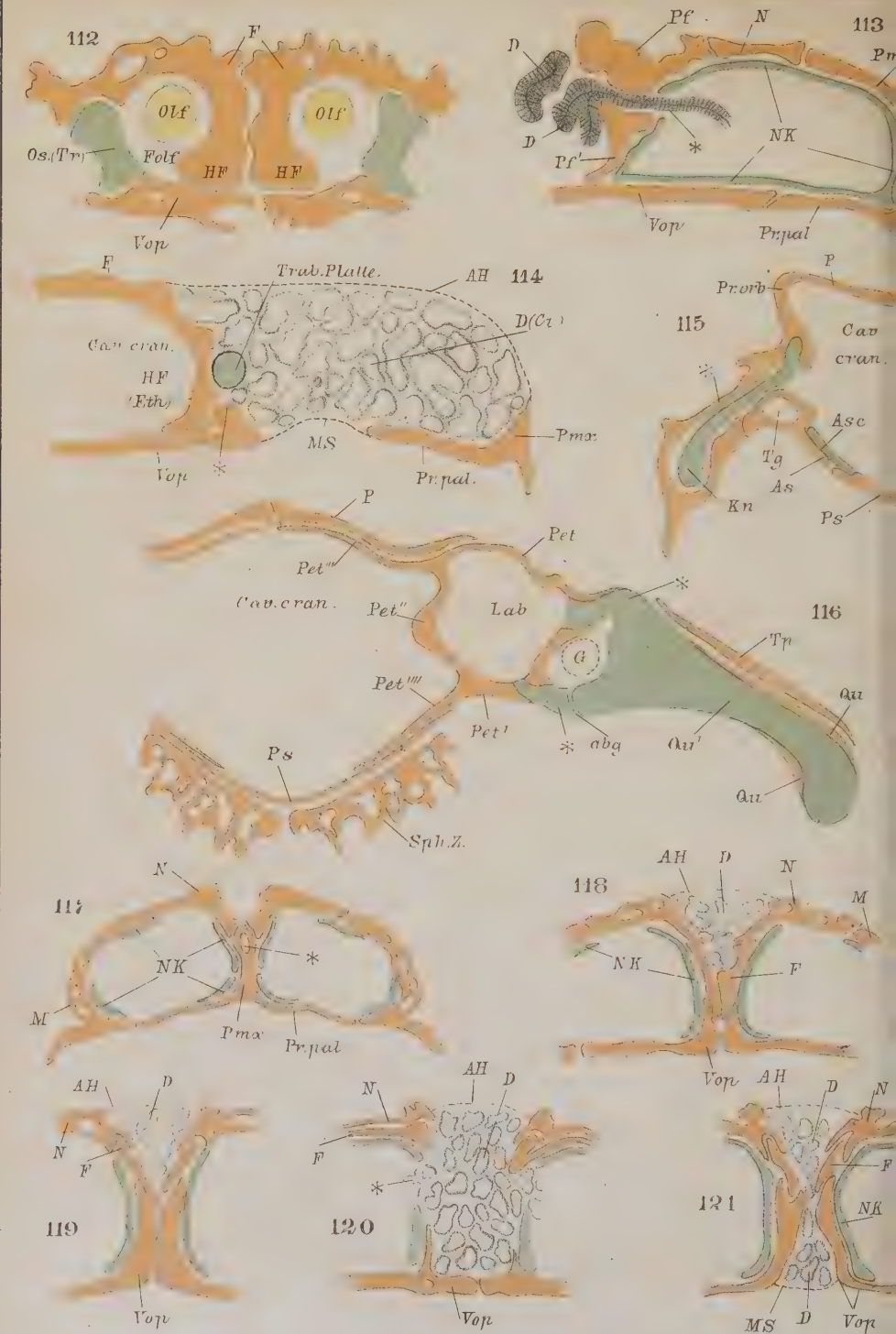




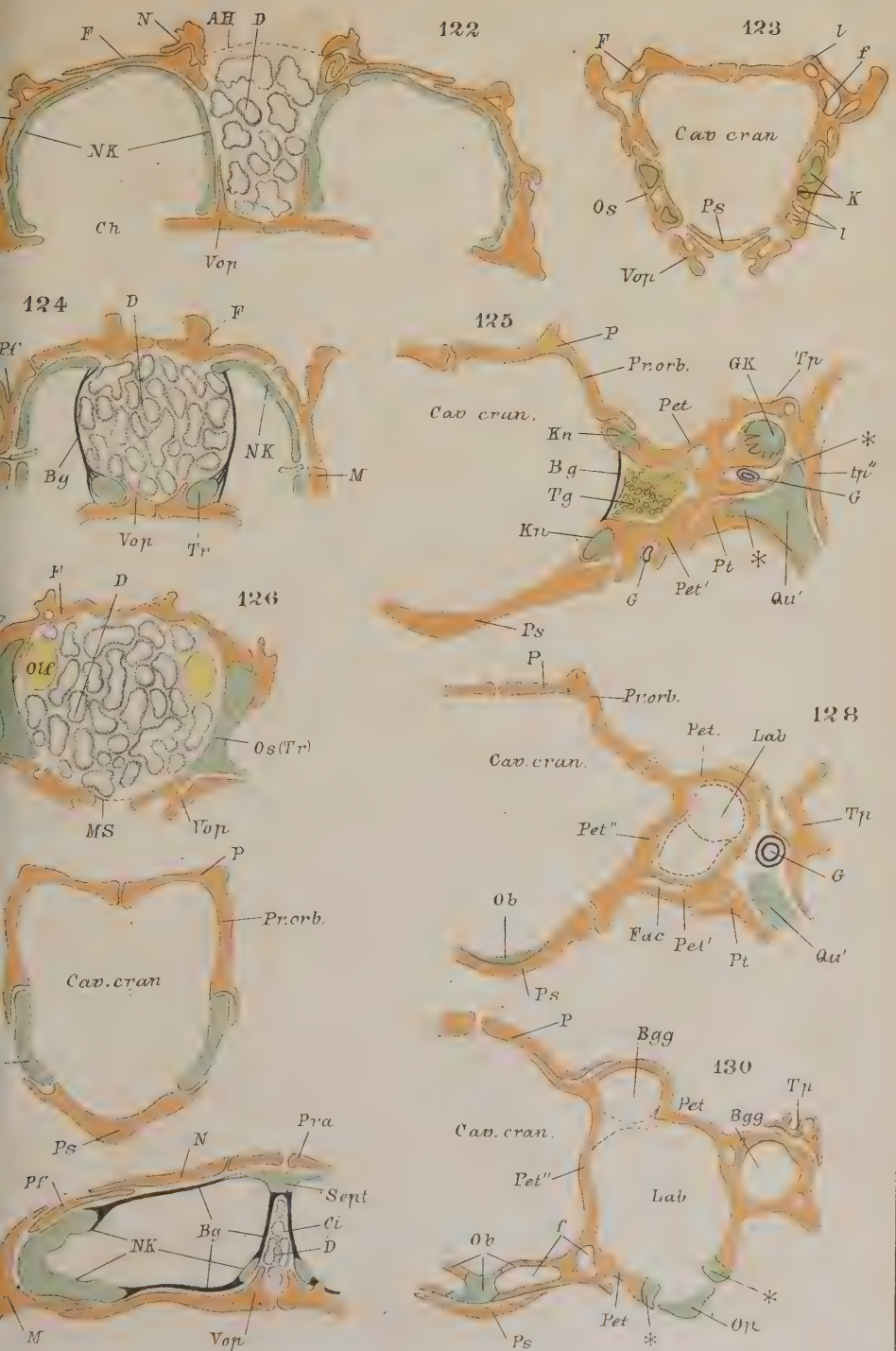






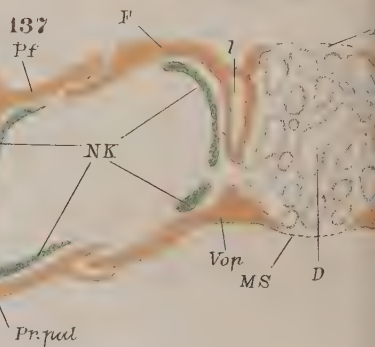
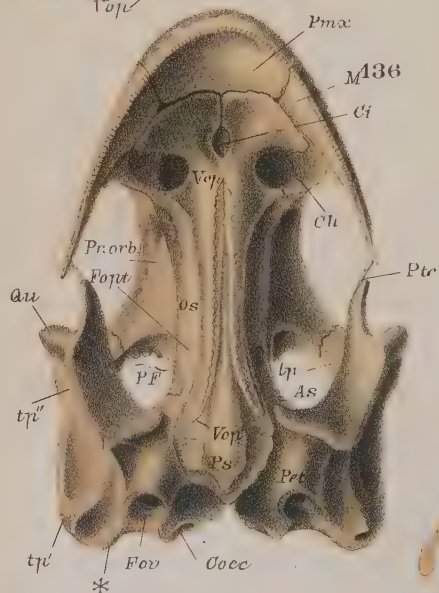
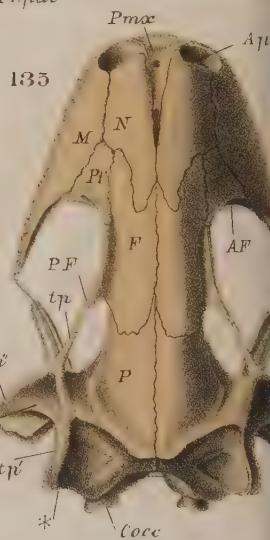
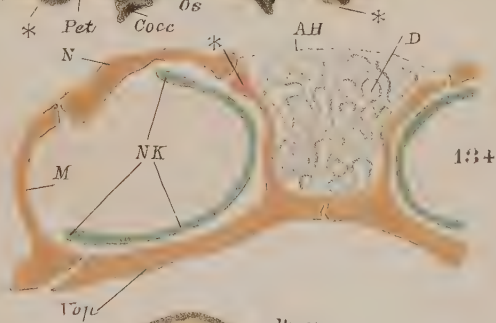
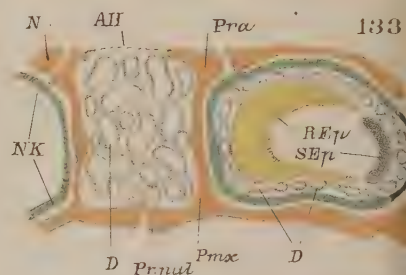
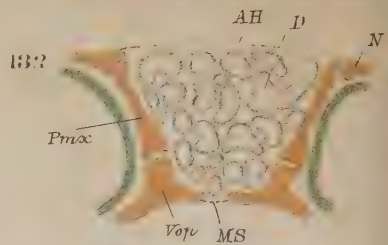
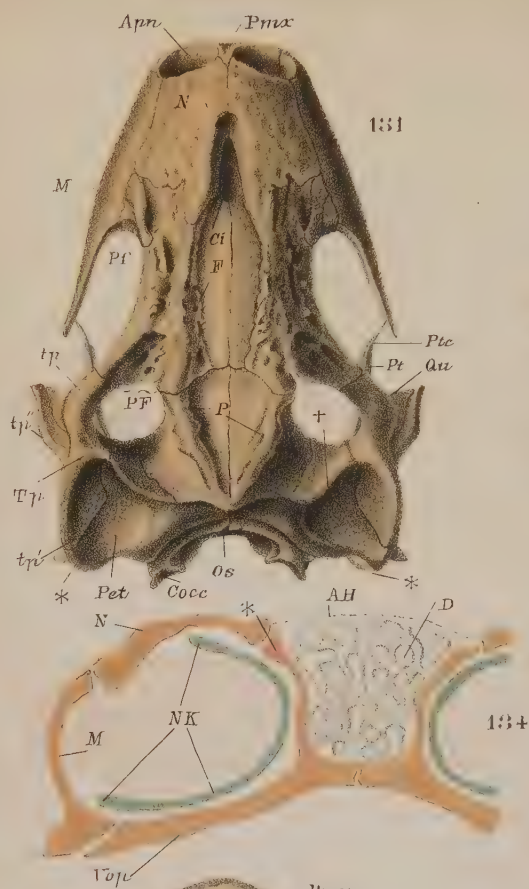




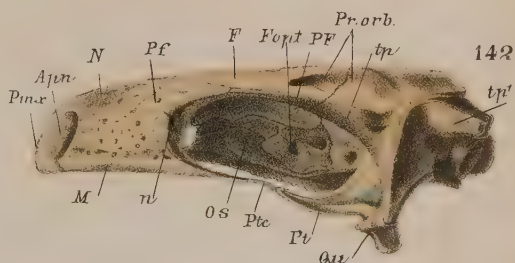
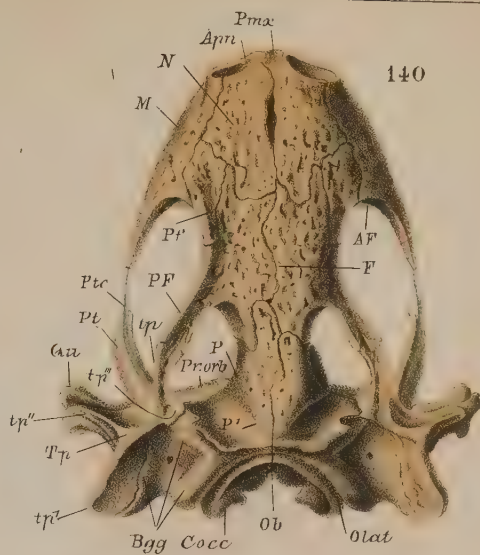
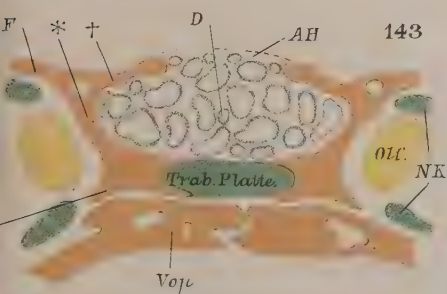
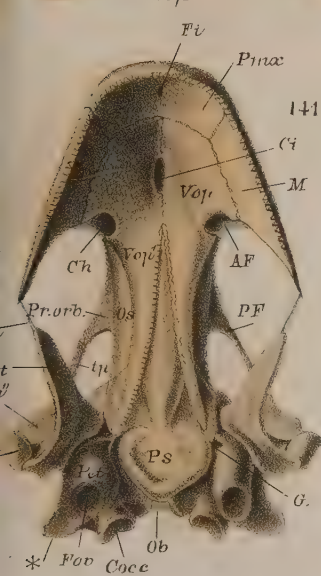
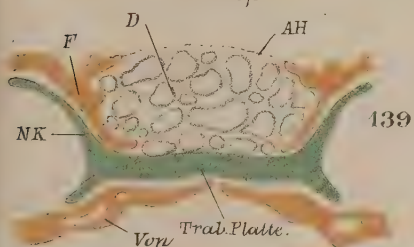
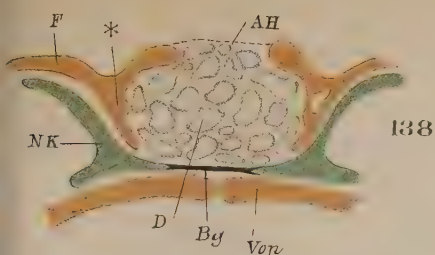














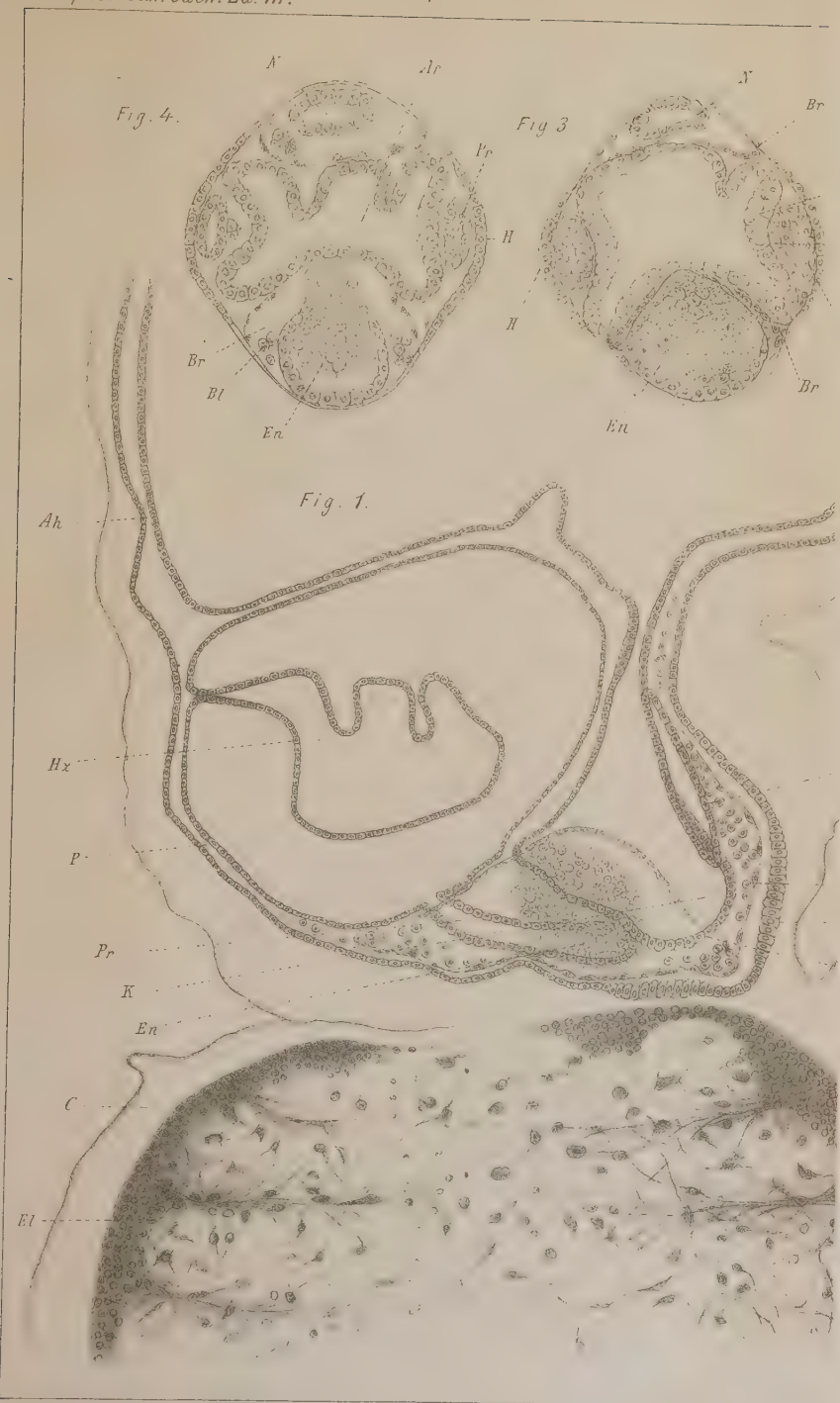


Fig. 2.



Fig. 6.

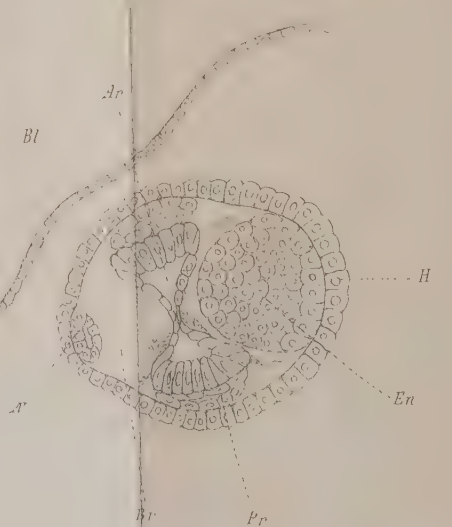
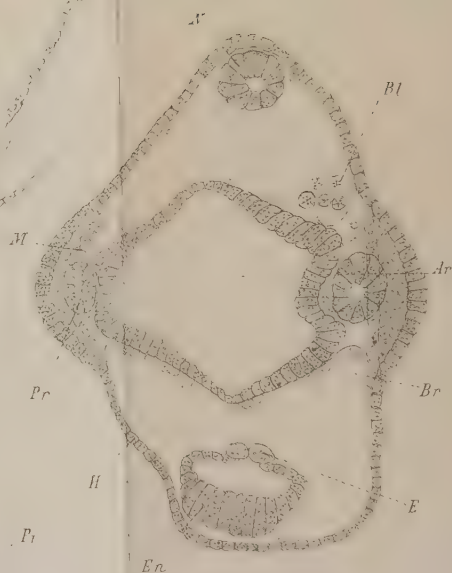


Fig. 7.









Fig. 10.

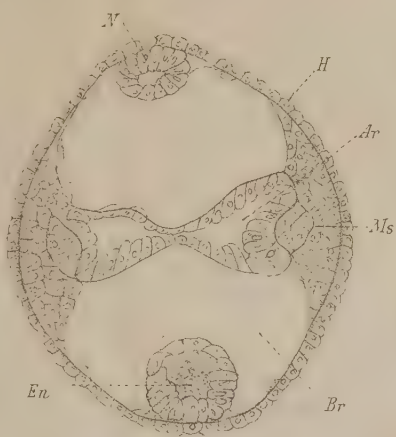


Fig. 9.

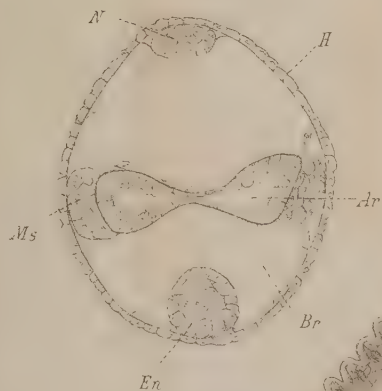


Fig. 8.

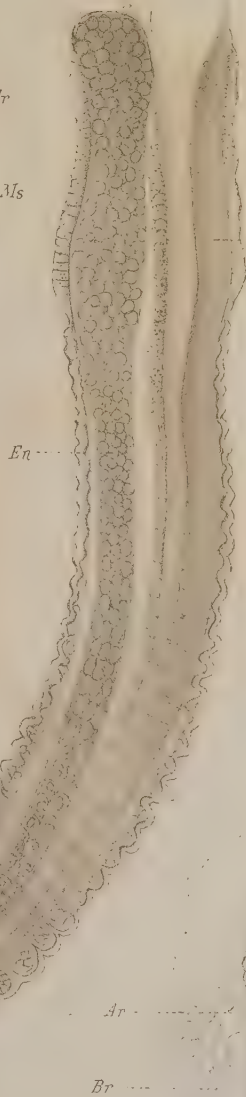


Fig. 11.

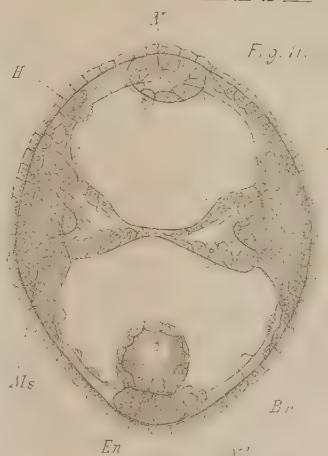


Fig. 14.



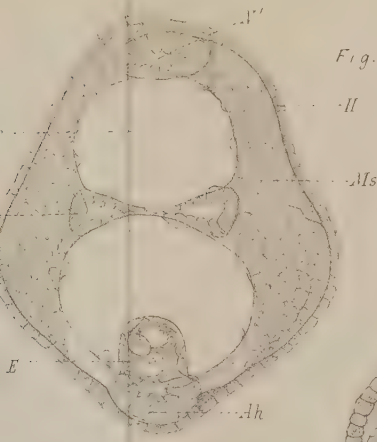


Fig. 12.

Fig. 16

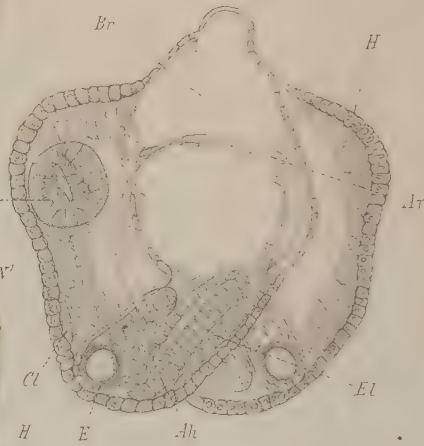


Fig. 15.

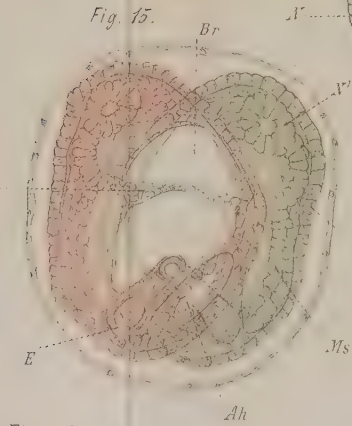


Fig. 18.



Fig. 17.

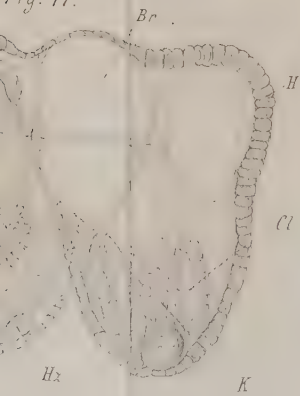








Fig. 23.

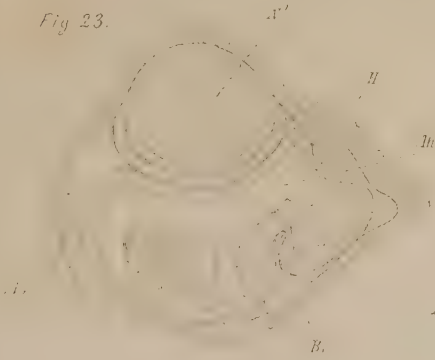


Fig. 26.

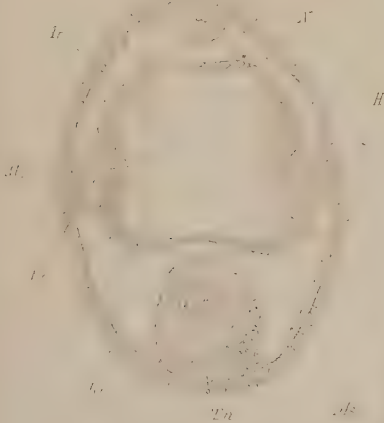


Fig. 25.

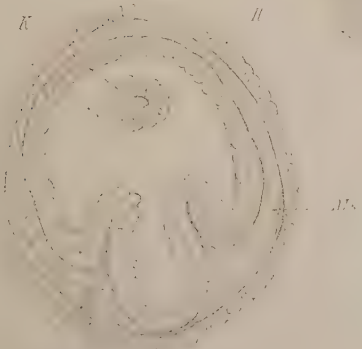


Fig. 19.

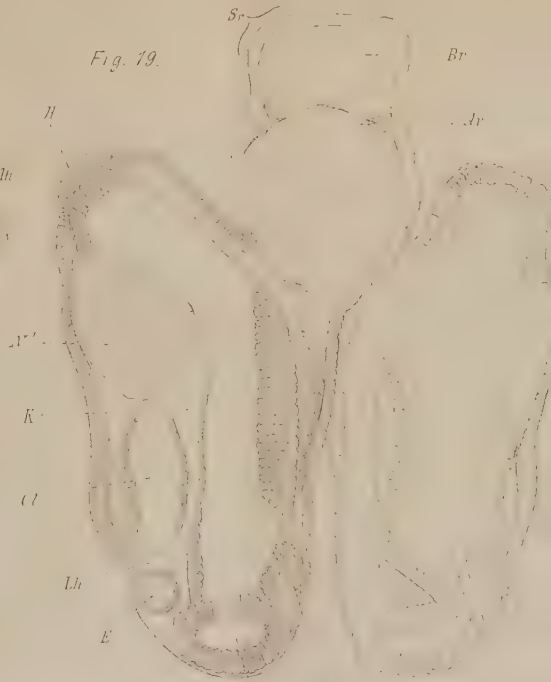


Fig. 24.

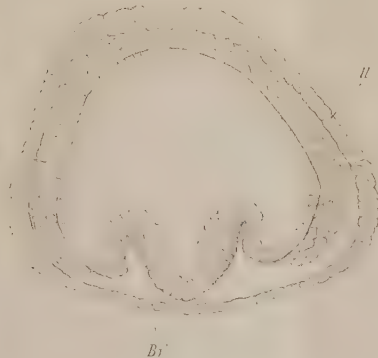


Fig. 22.

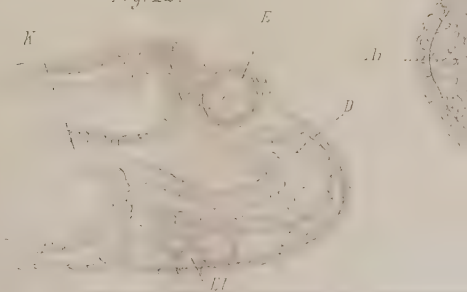


Fig 20

Fig. 21

*Fig 28.*

Fig 27.











